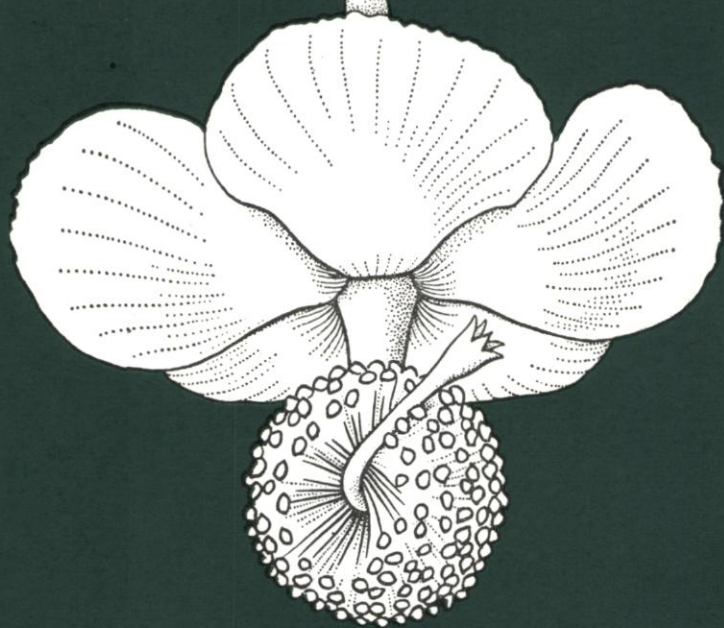


ADANSONIA

Tome IX
fasc. 2
1969



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBREVILLE

Membre de l'Institut
Professeur Honoraire

Nouvelle Série

TOME IX
FASCICULE 2
1969

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5^e)

COMITÉ DE RÉDACTION

Président

A. AUBRÉVILLE : Membre de l'Institut.
Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.

Membres

E. BOUREAU : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. DEMARET : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
A. EICHHORN : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
P. JAEGER : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. LEANDRI : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J. F. LEROY : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. LETOUZEY : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. MIÈGE : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. PORTÈRES : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. SCHNELL : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M. L. TARDIEU-BLOT : Directeur de laboratoire à l'E.P.H.E.
J. TROCHAIN : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. VAN CAMPO : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédacteur en chef : A. LE THOMAS.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Ex.: AUBRÉVILLE, A. — Contributions à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. *Adansonia*, ser. 2, 7 (4):451-465, tab. 1 (1967).

Pour tous les articles de taxinomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en **caractères gras** et les noms d'auteurs des différents taxa.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptées.

Les auteurs reçoivent gratuitement vingt-cinq tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA

16, rue Buffon, Paris Ve — Tél. : 402. 30-35
Prix de l'abonnement 1969 : France et Outre-Mer : 50 F
Étranger : 60 F
C.C.P. Paris 17 115 84

SOMMAIRE

AUBRÉVILLE A. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le Monde	189
SCHNELL R. — Contribution à l'étude des Podostémonacées de Guyane	249
LETOUZEY R. — Présence au Gabon du genre <i>Pogonophora</i> Miers ex Benthams, Euphorbiacée d'Amérique du Sud tropicale	273
— et WHITE F. — New <i>Diospyros</i> (<i>Ebenaceæ</i>) in occidental and central Africa	277
BOGNER J. — Une nouvelle espèce du genre <i>Calloopsis</i> Engl. (Ara-cées) et considérations taxinomiques sur ce genre	285
BOSSER J. — Contribution à l'étude des <i>Orchidaceæ</i> de Madagascar. VIII. Sur trois nouvelles espèces du genre <i>Habenaria</i> Willd....	293
— et MORAT P. — Contribution à l'étude des <i>Orchidaceæ</i> de Madagascar. IX. Les genres <i>Grammangis</i> Rehb. f. et <i>Eulophiella</i> Rolfe	299
LESCOT M. — Une nouvelle Papilionacée sénégalaise : <i>Tephrosia Berhaultiana</i> Lescot	311

DATE DE PUBLICATION DU FACS. 1, 1969 : 3 Juillet 1969.

La publication d'un article dans Adansonia n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.

ESSAIS SUR LA DISTRIBUTION ET L'HISTOIRE DES ANGIOSPERMES TROPICALES DANS LE MONDE

par A. AUBRÉVILLE

RÉSUMÉ : La répartition des Angiospermes ligneuses tropicales est étudiée ainsi que de nombreux cas remarquables de disjonctions et de liaisons intercontinentales, à l'échelle des familles, sous-familles, tribus, et parfois espèces. Après une étude critique des explications possibles de ces faits, une explication générale est proposée fondée sur les hypothèses d'une origine tropicale des Angiospermes, de la théorie wégénérienne de la dérive des continents, et de la succession depuis le crétacé de diverses vagues floristiques, les plus récentes submergeant les plus anciennes. En particulier, il est probable que toutes les flores tempérées d'Angiospermes ligneuses eurent une origine tropicale.

SUMMARY : Comparative study of the problems of the distribution of tropical woody Angiosperms as well as of a good deal of remarkable cases of disjunctions and intercontinental liaisons, either in the rank of family, subfamily, tribe, and sometimes species. The author proposes, after a critical study of the possible explanations of these facts, a general explanation, based upon the hypotheses of a tropical origin of the Angiosperms, of Wegener's theory of the continental drift, of the succession, of several diverse floristic waves since the Cretaceous period, of which the more recent submerge the more ancient ones. In particular, it is probable that all the temperate floras of woody Angiosperms are of tropical origin.

SOMMAIRE

Stratification latitudinale des grands ensembles floristiques mondiaux.....	192
Disjonctions intercontinentales. Cas de la flore australe tempérée et subtropicale	197
Disjonctions africaines	200
De l'assise continentale des familles et tribus tropicales	203
Liaisons intercontinentales.	
I. Cas d'aires satellites extra-atlantiques Amérique-Afrique. Genres et espèces du littoral et des régions maritimes	
a) Espèces des rivages atlantiques, mangroves et plages	208
b) Groupes typiquement américains représentés par de rares éléments en Afrique occidentale.....	209
c) Groupes africains sporadiquement représentés en Amérique..	214
II. Cas d'espèces africaines occidentales isolées appartenant à des groupes indo-malais ou océaniens	215
III. Cas des liaisons Madagascar-Asie, Océanie	217
IV. Reliques de variations mésogéennes.....	219

La mangrove indo-pacifique	220
Disjonctions transpacifiques et disjonctions africano-européennes.....	221
Préludes à l'histoire tertiaire des flores d'angiospermes	223
Hypothèse sur la position et les déplacements de l'équateur tertiaire	227
Groupes à aires bipolaires ou bitropicales. Théorie générale des vagues floristiques	232
Un problème particulier africain, la distribution des Cæsalpiniées (Eucæsalpiniées)	236
Théories sur l'origine australe générale des angiospermes	238
Origine tropicale des flores ligneuses tempérées	241
Brève histoire hypothétique des flores tertiaires de l'Afrique	243

L'histoire de la distribution des grands groupes naturels d'Angiospermes est l'effet de leur origine la plus primitive et, dans le déroulement des temps géologiques, de leur phylogénèse, de leurs migrations, de leur compétition pour la place, celles-ci étant liées aux transformations des terres et des bioclimats. La distribution actuelle est un moment à la fois de cette histoire, de leur évolution et des changements des milieux. Leurs aires sont aujourd'hui limitées à des continents ou à des parties de continents, ou au contraire étendues universellement; elles sont souvent plus ou moins morcelées, parfois très réduites ayant alors le caractère de reliques; elles sont parfois amphiéquatoriales mais peuvent être aussi curieusement bitropicales. La connaissance de cette chorologie des groupes ne permettrait-elle pas de dégager certains faits généraux ayant des rapports certains ou vraisemblables avec leur histoire et avec celle de la Terre. C'est ce que nous voudrions examiner. Cette étude suppose acquise la connaissance fondamentale des aires géographiques. Celle-ci est assez avancée aujourd'hui pour que notre entreprise mérite d'être tentée, si nous nous limitons à la chorologie des plus grands groupes systématiques, familles et sous-familles, tribus et sous-tribus; mais avec une réserve capitale et évidente cependant, c'est que la systématique de ces groupes soit solidement établie. Ce n'est pas toujours le cas. La position de quelques-uns est toujours un sujet de recherches ou de contestations entre botanistes; les opinions diffèrent sur les rapprochements et démembrements à faire, sur les divisions tribales à introduire et sur les phylums les plus vraisemblables. Dans l'ensemble nous admettons cependant que les grandes structures des Angiospermes sont fixées, même s'il est vrai que beaucoup de consolidations et de révisions restent à faire. Nous pensons ainsi que notre projet d'étude est réalisable, mais comme nous en percevons les limites et les moyens, nous la qualifions prudemment de simples essais.

Au point de vue phytogéographique et phylogénétique qui est le nôtre, les unités les plus intéressantes sont quelquefois les familles et sous-familles mais plus encore, pour des recherches plus approfondies et plus précises, les tribus. Celles-ci plus restreintes territorialement, plus homogènes taxonomiquement, paraissent plus exactement adaptées à un cadre géographique défini dans lequel elles ont évolué. Souvent nos familles sont très grandes, et la non considération de leurs divisions naturelles ne permettrait pas de retirer valablement de leur examen

chorologique toutes les conclusions utiles et possibles. Pour cette raison nous ne nous dissimulons pas que de grands développements sont encore à attendre et à souhaiter de la systématique et de la morphogénèse des groupes végétaux. Cette opinion peut paraître étonnante à une époque où la systématique est pour certains une branche de la botanique qui est dépassée sinon figée. Il est plus exact de dire que les progrès d'autres branches de la botanique la laissent effectivement en arrière dans l'esprit de nos contemporains; mais si elle est bien restée en arrière, si elle n'a pas suivi après de si brillants débuts en France la progression d'autres, si elle paraît délaissée de nos jours, il n'en est pas moins exact de dire que c'est une science fondamentale qui demeure ainsi inachevée, de le regretter et d'affirmer qu'elle est indispensable pour avoir une connaissance plus exacte du règne végétal, des voies de son évolution, et de son histoire.

Notre projet est ambitieux, même s'il ne s'agit que d'essais. La flore des angiospermes du Monde tropical et de celles qui font la transition avec les Mondes tempérés, est quelque chose de considérable. Pour dominer un tel sujet, il faudrait une documentation et une mémoire qui, normalement, demanderaient le travail accumulé d'une existence entière. Peu de botanistes peuvent y prétendre. C'est une raison matérielle supplémentaire qui nous fait juger avec humilité nos essais.

Les divisions systématiques déjà établies à la dimension des grands groupes ne sont pas en réalité toujours rigides. Les murs de séparation sont souvent des cloisons de papier, que précisément les systématiciens déplacent avec facilité. Le sens de l'évolution phylétique qui tend à accentuer les divergences entre groupes, est perceptible lorsqu'il s'agit de taxons encore peu éloignés de leur rameau d'origine et de rapprochements taxonomiques souvent évidents. Malheureusement notre système de nomenclature sépare avec la même rigueur deux taxons très éloignés taxonomiquement comme deux taxons qui, au contraire très proches l'un de l'autre, appartiennent au même phylum. A moins d'avoir une connaissance personnelle raisonnée et critique de l'arbre généalogique de tous les groupes botaniques il n'est pas facile de tenir compte des affinités naturelles des groupes qui, bien que différemment nommés, peuvent être en réalité très rapprochés phylétiquement, puisqu'elles ne sont pas mises en évidence par la nomenclature établie par les spécialistes et que d'autre part les opinions de ceux-ci peuvent diverger. Or, dans une étude phytogéographique à très grande échelle, il importe évidemment beaucoup de tenir compte de ces affinités en vue d'une reconstitution de l'histoire de la distribution des flores.

Nous limiterons pratiquement nos investigations à celles des végétaux ligneux. Les herbacés sont trop sujets à des dispersions faciles par transports passifs des diaspores, pour que l'étude de leurs aires autorise généralement des conclusions sur l'histoire de ces aires, en rapport avec des variations des milieux par exemple.

Vouloir envisager l'histoire de la distribution d'une flore uniquement par des conclusions tirées de sa distribution actuelle, pourrait paraître

une méthode un peu superficielle si on oubliait les vrais documents de l'histoire, les fossiles. Ce sont les véritables témoins des flores du passé. Nous ne négligerons certes pas les données de la paléontologie végétale, et nous en tirerons souvent argument, lorsqu'elles sont nombreuses à l'appui d'un argument, et indiscutées. Systématicien habitué aux recherches d'identification des plantes, en herbier et dans la nature, le plus souvent à partir d'échantillons stériles ou incomplets, nous connaissons les difficultés de ces déterminations. Or nous avons souvent été étonnés par la sûreté et l'optimisme de certaines déterminations faites par des paléontologistes sur des fossiles végétaux généralement plus imparfaits encore que les spécimens actuels qui nous posent des problèmes. Nous gardons alors une certaine méfiance, par exemple à l'égard de ces déterminations de fossiles tropicaux découverts en pays aujourd'hui tempéré, surtout celles qui furent faites au siècle dernier où les flores tropicales étaient encore si mal connues, et plus encore peut-être à l'égard de conclusions tirées de pollens que les vents transportent à des centaines, peut être parfois à des milliers de kilomètres. Nous aimerions que les déterminations anciennes de fossiles d'angiospermes soient accompagnées d'une attestation du degré de certitude qu'un examen critique récent pourrait leur apporter.

Faute de cette certitude, les données paléontologiques peuvent parfois apporter de sérieux éléments de trouble.

STRATIFICATION LATITUDINALE DES GRANDS ENSEMBLES FLORISTIQUES MONDIAUX

Les grandes flores mondiales des Angiospermes se distribuent par zones latitudinales remarquables, évidemment en rapport avec la répartition des températures à la surface de la Terre. Il y a des flores de pays chauds, tempérés chauds, tempérés, froids, correspondant aux zones équatoriale et tropicale, subtropicale, tempérées et froides. En se limitant aux familles les plus importantes, les plus caractéristiques ou les mieux connues de ces zones, nous reconnaissons immédiatement les successions suivantes du nord au sud :

FLORES TEMPÉRÉES FROIDES ET CHAUDES, ET TRANSITION AVEC LES
FLORES SUBTROPICALES DE L'HÉMISPÈRE NORD :

Acéracées, Bétulacées, Caprifoliacées, Clétracées, Cornacées¹, Cros-
somatacées, Cyrillacées, Ericacées(Rhododendroïdées, Vaccinioïdées),
Eucommiacées, Euphorbiacées, Fagacées, Hamamélidacées, Hippo-
castanacées, Illiciées, Juglandacées, Magnoliacées, Nyssacées, Pla-
tanacées, Punicaées, Rosacées, Salicacées, Schizandracées, Ulma-
cées, etc.

1. Les limites des Cornacées, leur division en tribus et genres sont très contro-
versées. Les genres de l'hémisphère sud ne seraient pas — d'après certains auteurs —
à mettre dans les Cornacées.

FLORES TROPICALES :

Anacardiacees, Annonacees, Apocynacees, Araliacees, Bignoniacees, Bombacacees, Burséracees, Cæsalpinioidées, Capparidacees, Caryocaracees, Combrétacees, Chrysobalanacees, Diptérocarpacees, Ébénacees, Élaëocarpacees, Euphorbiacees, Flacourtiacees, Hirtellacees, Guttifères, Lauracees, Lécythidacees, Méliacees, Moracees, Myristicacees, Myrtacees (p.), Sapindacees, Sapotacees, Sterculiacees, Symplocacees, Théacées, Tiliacees, Ulmacees (p.), Rubiacees, etc.

FLORES TROPICALES, SUBTROPICALES ET TEMPÉRÉES CHAUDES DE L'HÉMISPHERE SUD :

Canoniacees, Protéacees, Monimiacees, Lauracees, Myrtacees, Éricoidées, Wintéracees, Épacridacees, Thyméléacees, Eucryphiacees, Élaëocarpacees, Pittosporacees, Araliacees, Fagacees (Nothofagus), Bruniacees, Myrothamnacees, etc.

La séparation entre ces trois grandes zones floristiques, géographiques et bioclimatologiques résulte des processus de la genèse des flores, et de leurs affinités écologiques. Elle est toutefois généralement renforcée par l'existence de larges zones érémitiques qui d'une façon presque continue, s'étendent d'ouest en est à la hauteur des 30° latitude environ. Un coup d'œil sur la carte des régions désertiques ou très arides du Monde, montre ces déserts qui, en Amérique du Nord, vers les frontières ouest des U.S.A. et du Mexique séparent la flore tempérée de la flore tropicale mexicaine (Great Basin Desert, Mojave Desert, Sonoran Desert, Chihuahuan Desert), de la Californie au Golfe du Mexique, à l'exception d'un couloir aride, mais non désertique, qui s'étend le long de la mer caraïbe, du N.-E. du Mexique au Texas. Les contacts entre la flore tempérée chaude non aride du sud des U.S.A. et la flore subtropicale du nord du Mexique sont donc très réduits. La flore de la Floride appartient à la flore tempérée chaude en dépit de la présence de nombreux éléments tropicaux, concentrés surtout à la pointe marécageuse de la presqu'île et sur le littoral du golfe du Mexique.

En Amérique du Sud, la flore tempérée antarctique est isolée des formations subtropicales par les steppes et déserts qui coupent le continent depuis les déserts marins et andins du nord du Chili jusqu'aux pampas argentins. Aucun contact donc n'est établi entre la flore tempérée de l'extrême sud et les formations subtropicales les plus méridionales du Chaco et de Tucuman.

En Afrique l'immense Sahara, de l'Océan atlantique à la mer Rouge sépare d'une façon absolue la flore tempérée chaude de l'Afrique du Nord des formations soudaniennes tropicales. Vers l'extrémité australe du continent, la flore du Cap, type remarquable de la flore tempérée et subtropicale australe, est séparée des formations subtropicales de l'intérieur par les déserts et steppes du Karroo, du Namib et du Namaqualand.

Le Sahara se prolonge vers l'intérieur du continent asiatique jus-

qu'à l'Indus (Sind), par les déserts d'Arabie, irano-turkmènes puis loin et plus continentaux par les déserts centrasiatiques (Gobi).

Le continent australien est occupé en son milieu par de vastes déserts tropicaux (Great sandy Desert, Gibson Desert, Great Victoria Desert, Simpson Desert). La flore tempérée à l'extrémité S-W. de l'Australie est donc isolée.

La zone floristique tropicale est ainsi encerclée par les zones érémitiques qui défendent les approches des flores tempérées nord et sud, à l'exception des régions côtières orientales qui généralement, suffisamment pluvieuses, sont forestières, et où deux flores, tempérée et tropicale, se rejoignent et se mélangent dans des secteurs de transition. Cela se présente dans la Chine méridionale et sur les côtes est-australiennes.

Suivant les parallèles terrestres, une immense barrière désertique ou très aride, s'étend donc presque sans discontinuité dans l'ensemble Afrique-Asie du 20^e long. W au 110^e long E, soit sur 130^e longitude, divisant le Monde tropical (au sud du 30^e parallèle) en deux blocs continentaux, biologiquement séparés par des déserts et par l'Océan Indien sur des distances considérables : bloc central africain et bloc de l'Asie du Sud-Est prolongé par l'archipel malais.

En Asie des contacts flore tempérée-flore tropicale s'observent également de l'Inde à la Chine du Sud sur les hautes pentes des montagnes de l'Himalaya, de l'Assam et du Yun-nan, la première remplaçant progressivement la seconde avec l'altitude.

Le fait capital reste de constater d'un point de vue d'ensemble l'unité floristique à l'échelle des familles et tribus de chacune des 3 zones latitudinales floristiques étendues, grossièrement parallèles, au travers de tous les continents, en dépit des barrières océaniques.

Cette structure latitudinale n'est évidemment pas absolue, surtout dans des secteurs de transition où, n'étant pas empêchée par des obstacles physiques, mers, déserts, la distribution des éléments des flores est soumise aux seules conditions mésologiques et où par conséquent des mélanges se produisent. Il faut aussi considérer, comme nous l'écrivons plus loin, que des déplacements importants de flores se sont produits dans les temps géologiques, chacun d'eux ayant amené des conflits entre flores en extension envahissantes et flores anciennement en place. Il en est résulté des brassages, et des séquelles de ces dernières conservées à la faveur de conditions locales.

Un deuxième fait est la différence très marquée de composition entre la flore tempérée nord et la flore tempérée sud, de part et d'autre de la zone tropicale. Elles sont d'essences différentes. Aux chênes, noyers, bouleaux, etc... du nord s'opposent les Protéacées, Cunoniacées, etc. Au genre extrême méridional de Fagacées (*Nothofagus*), correspond le genre *Fagus* de la zone tempérée nord mais c'est une exception remarquable. La flore septentrionale et la flore australe semblent donc avoir eu des origines distinctes.

Nous retrouvons à propos des Angiospermes les remarques que j'avais faites à propos des Conifères. La flore coniférale de l'hémisphère

nord est distincte de celle de l'hémisphère sud¹. L'équateur et la flore équatoriale séparent deux empires floristiques distincts. Ce sont des faits difficilement explicables.

Il est intéressant pour la paléoécologie de savoir quels grands groupes taxonomiques sont plus nettement représentatifs d'une zone ou d'une autre. Par exemple on peut considérer que les familles des Annonacées, Sapotacées, Ébénacées, sont sur tous les continents nettement caractéristiques de la flore tropicale et qu'ainsi la découverte en un lieu d'un fossile appartenant à l'une de ces familles indique que le climat qui régnait en ce lieu à la période géologique où vivait l'espèce fossile était tropical. Il est vrai que, de nos jours, très rarement des espèces de ces 3 familles vivent dans la zone tempérée. Des exceptions confirment la règle. Les Annonacées ont plusieurs représentants aux U.S.A. du genre antillais *Asimina* (vallée du Mississipi, W. New York, Nebraska), et du genre *Deeringothamnus* en Floride.

Les Sapotacées ont un genre monospécifique endémique dans le sud Marocain (*Argania*). C'est le plus septentrional de la famille. *Diospyros virginiana* du Texas s'étend à la Floride et au Connecticut.

La famille nettement tropicale des Moracées a quelques représentants aux U.S.A. : *Maclura pomifera* au sud-est (Arkansas, Oklahoma, Louisiana, Texas) et *Morus rubra* dans une aire très vaste couvrant la moitié est du pays. Le genre *Morus* américain et asiatique plutôt subtropical, compte une (—2) espèce dans la forêt dense tropicale africaine.

La famille des Ulmacées se partage entre la flore tempérée nord (*Ulmus*, *Planera*, *Zelkova*) et la flore tropicale. Le genre *Cellis* est particulièrement remarquable puisqu'il a des espèces à la fois dans la zone tempérée nord (7 espèces aux U.S.A., 4 espèces en Europe (*C. australis*) et au Proche-Orient), Chine et Japon, mais aussi dans les forêts tropicales africaines (8 espèces).

Les Lauracées caractérisent par leur richesse en genres et espèces les flores tropicales américaines et indo-malaises. Cependant elles sont encore relativement abondantes aux U.S.A. où 9 genres sont représentés; il est vrai surtout en Floride qui est une porte ouverte sur la flore tropicale caraïbe. Dans la région méditerranéenne on ne connaît qu'une espèce de *Laurus* et une aux îles Canaries et à l'île Madère.

La famille des Myrtacées considérablement répandue dans l'hémisphère austral (australien, mélanésien, américain) compte aux U.S.A. (Floride), 9 espèces d'*Eugenia* (s.l.) et 2 espèces de *Calypttranthes*. Une unique espèce de *Myrtus* est méditerranéenne (*M. communis*).

Les Oléacées, famille peu homogène, des flores tempérées et subtropicales des deux hémisphères a une très grande extension géographique. L'unique espèce méditerranéenne d'*Olea* est le représentant isolé d'un groupe paléotropical, aujourd'hui plutôt austral (flore capienne, 8 espèces).

1. A. AUBREVILLE — Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de Ruldfolf FLORIN — *Adansonia*, ser. 2. 4 (1) 1964.

La famille pantropicale des Tiliacées est représentée dans la flore, tempérée et subtropicale de l'hémisphère nord par le genre *Tilia*, dont une seule espèce, le tilleul, est présente en Europe, mais 6-8 aux U.S.A et 9 en Asie subtropicale.

Les Thyméléacées se trouvent principalement en Afrique australe et tropicale, ainsi qu'en Australie. Quelques genres ont des aires septentrionales : *Daphne* en Europe, Afrique du Nord, Moyen Orient, et Asie jusqu'au Japon; *Thymelæa*, Europe, Afrique du Nord, Moyen-Orient et Asie centrale; *Direa* au Nord-Est des U.S.A.

Les Cunoniacées, presque exclusivement australes ont parfois accès à la zone équatoriale en paraissant suivre les Andes ou les montagnes de la Malaisie.

Les Protéacées caractérisent la flore tempérée et subtropicale de l'hémisphère austral. C'est ainsi que, par exemple, on compte 750 espèces en Australie, 50 en Nouvelle-Calédonie, 260 dans la flore du Cap. Elles sont encore assez nombreuses en Amérique centrale et Amérique du sud avec 90 espèces. Il n'y a plus qu'un genre dans l'Asie du Sud-Est (*Helicia*). Des espèces de *Protea* et de *Faurea* s'étendent dans toute l'Afrique tropicale sèche, jusqu'en Afrique occidentale, mais il n'existe aucune espèce dans le massif forestier guinéo-congolais. Les *Protea* envahissent les savanes, mais n'appartiennent pas à la flore autochtone de forêt dense. Ce sont des étrangers dans la flore africaine occidentale.

Dans tous ces cas il s'agit d'espèces ou de genres vivant à des latitudes différentes de celles habituelles à leur genre ou famille. On doit les interpréter comme des extensions des aires principales (cas possible des espèces suivant les crêtes des chaînes de montagne et pouvant même traverser l'équateur), ou comme des séquelles d'aires anciennes disloquées (cas de reliques tropicales européennes, méditerranéennes et macaronésiennes).

La sous-famille des Légumineuses Cæsalpinioidées est essentiellement tropicale, surtout américaine et africaine. Quelques exceptions s'observent aux U.S.A. : *Cercis canadensis*, Bauhiniée du New Jersey, s'étendant à l'Ouest au Minnesota et au Sud en Floride et dans l'Est du Texas; deux Eucæsalpiniées, *Gymnocladus dioica* largement répandu dans l'Est et *Gleditschia triacanthos* du Sud-Ontario à l'Est-Nebraska, au Texas et en Floride.

Rappelons que cet arbre bien connu en Europe, *Robinia pseudo-acacia* (Papilionacées), est originaire des U.S.A. (de la Pennsylvanie à la Georgie).

Dans la région méditerranéenne signalons *Cercis siliquastrum*, l'arbre de Judée, et le caroubier *Ceratonia siliqua*.

Parmi les Araliacées, la plupart des *Hedera* habitent la région chaude, en Amérique du Sud et en Asie. Cependant il subsiste un lierre européen (*H. helix*) qui fleurit en automne et fructifie en hiver. *Aralia spinosa* représente la famille aux U.S.A., en zone tempérée. Parmi les Rhamnacées on connaît aux U.S.A. un *Rhamnus purshiana*.

Les exemples de familles de la zone tempérée de l'hémisphère nord,

qui détachent « apparemment » des représentants en pleine zone tropicale sont moins communs. Il s'agit généralement d'espèces qui peuplent les hautes montagnes et qui, longeant les chaînes, semblent pénétrer par ce moyen, parfois profondément, dans les régions tropicales.

Les cas les plus remarquables sont les forêts de chênes (*Quercus*) qui depuis les chaînes mexicaines, suivent l'Amérique centrale et atteignent les Andes colombiennes. Une espèce vit même en Amérique centrale dans les plaines littorales. Par la même voie montagnarde des chênes apparemment venus du sud asiatique se sont établis en Malaisie. Une espèce habite aussi près de la mer, à Bornéo. Le genre voisin *Pasania* est nettement tropical et subtropical, depuis la Chine méridionale et le Japon à la Nouvelle-Guinée.

De même si *Castanea* appartient à la flore tempérée européenne, Est-asiatique et de l'Amérique du Nord, *Castanopsis* est nettement tropical, asiatique et malais.

Le genre *Juglans*, noyers caractéristiques de la zone tempérée nord, par le chemin des montagnes de l'Amérique centrale et des Andes « descend » avec *Juglans australis* jusqu'en République Argentine.

Nous reviendrons plus loin sur des explications de ces dépassements géographiques et écologiques.

Tous ces exemples, si nombreux puissent-ils paraître à première vue ne sont cependant que des exceptions à côté des dizaines de milliers des autres espèces de toutes ces familles qui se groupent par zones latitudinales dans les deux hémisphères. Si l'on n'attache pas d'importance exagérée à des cas chorologiques confus et isolés, il subsiste les faits essentiels des zones floristiques latitudinales, la principale étant sensiblement équatoriale-tropicale, la plus riche en familles et genres, et les deux autres extra-tropicales, nord et sud, n'étant pas floristiquement homologues.

La structure générale des grands groupes est grossièrement mais nettement en rapport avec la division bioclimatologique de la Terre. La répartition des groupes systématiques est liée à la température et aussi aux rythmes biologiques. A cet égard il convient de remarquer, par exemple, que la zone équatoriale, les zones tropicales, ont des rythmes climatiques propres qui ne sont pas ceux des zones dites tempérées chaudes. C'est pourquoi les flores tropicales orophiles ne sont pas en réalité des flores tempérées, en dépit de certaines parentés taxonomiques.

DISJONCTIONS INTERCONTINENTALES CAS DE LA FLORE AUSTRALE TEMPÉRÉE ET SUBTROPICALE

Les aires géographiques de tous les taxons sont, à l'intérieur d'un continent, toujours plus ou moins morcelées. Cette fragmentation peut résulter de multiples causes géographiques ou biologiques. Nous ne nous intéressons ici qu'aux disjonctions intercontinentales à l'échelle des

familles, tribus, genres et plus rarement espèces, dont les explications sont à rechercher généralement dans l'histoire de la Terre, puisqu'il s'agit d'aires séparées par des océans et de vastes déserts. Dans certains cas cependant, surtout pour des espèces et genres des flores littorales, des transports transocéaniques de diaspores, ou des déplacements en suivant les côtes, peuvent expliquer les aires actuelles amphiocéaniques.

Le cas de disjonction le plus extraordinaire et le plus étendu est celui des flores tempérées et subtropicales australes. Il a retenu depuis longtemps l'attention des phytogéographes qui ne pouvaient manquer d'être étonnés par l'évidence des rapprochements à faire entre les flores caractéristiques des parties les plus australes des continents, c'est-à-dire entre les pointes extrêmes des continents, Amérique, Afrique, Australie, Mélanésie, qui sont séparées par les plus grandes distances intercontinentales à la surface de la Terre. Notre propos ici dans une étude d'ensemble des disjonctions intercontinentales est d'insister d'abord sur ce caractère extraordinaire de la disjonction d'une flore australe ou « subantarctique ». Nous ne relèverons pas les multiples exemples de liaison floristique au travers de ces océans subantarctiques qui ont été déjà exposés par plusieurs phytogéographes, pour nous en tenir aux familles d'angiospermes les plus caractéristiques de cette flore australe. Nous en tirerons plus loin la conclusion évidente qui s'impose.

Protéacées. La famille des Protéacées est typiquement australe. Les quelques genres qui « montent » vers le nord et dépassent l'équateur, *Helicia* en Asie, *Prolea* et *Faurea* en Afrique, *Panopsis* et *Roupala* en Amérique, ne sont que des exceptions à côté des 60 genres de la famille qui se répartissent dans la flore dite du Cap (10), Australie (38), Nouvelle-Calédonie (9), Fidji et Samoa (2), Nouvelle-Zélande (2), Madagascar (1-3). Certaines disjonctions génériques australes sont extraordinaires : *Lomatia*, Chili-Australie; *Orites*, Chili-Australie; *Embothrium*, Andes Chili-Pérou, Australie; *Gevuina*, Chili-Australie-Nouvelle-Guinée, genre proche de *Kermadecia* de la Nouvelle-Calédonie; *Euplassa* d'Amérique tropicale proche de *Sleumerodendron* de Nouvelle-Calédonie.

Cunoniacées. Comme les Protéacées elles sont très nettement australes en dépit de quelques espèces de *Weinmannia* et *Spiræopsis* qui se trouvent en Malaisie, jusqu'aux Philippines. Le genre *Weinmannia* a une dispersion extraordinaire; ses 140 espèces, surtout montagnardes, se distribuent dans les Andes (78), du Sud jusqu'au Vénézuëla (17), en Indochine (91), Nouvelle-Guinée (6), Nouvelle-Calédonie (5), Fidji (4), Nouvelle-Zélande (2), et avec une étonnante concentration à Madagascar (26). En revanche et curieusement aucun *Weinmannia* n'est signalé dans la flore du Cap, ni en Australie. En Afrique australe, les Cunoniacées sont représentées par une espèce du genre *Cunonia*, dont on retrouve 11 autres en Nouvelle-Calédonie, et par un genre monotypique. *Platylophus*. La plus forte concentration de genres s'observe en Australie (12-13), en Nouvelle-Guinée (11), Nouvelle-Calédonie (7-8). Dans le

sud du Chili est signalé un autre genre monospécifique, *Caldcluvia*. Un second genre austral américain *Lamanonia*, a une aire couvrant le sud du Brésil, le Paraguay et le territoire de Misiones en République argentine.

Nothofagus. Plus remarquable encore est la dispersion intercontinentale du genre *Nothofagus*, le seul représentant austral de la grande famille des Fagacées de l'hémisphère nord. Les quelque 40 espèces de *Nothofagus* se dispersent entre le Chili (11-12), l'Australie (1), la Tasmanie (1), la Nouvelle-Zélande (5-6), la Nouvelle-Calédonie (5) et la Nouvelle-Guinée (16).

Myrtacées. La considérable famille des Myrtacées, proliférante dans l'hémisphère Sud, sauf en Afrique continentale, est représentée par une seule espèce dans la flore du Cap, qui serait peu significative si elle n'appartenait au genre mélanésien *Metrosideros*, auquel des îles Hawaï aux Célèbes, à la Nouvelle-Guinée, la Nouvelle-Calédonie et la Nouvelle-Zélande, on attribue 30-40 espèces. Près du genre *Metrosideros* se trouve au Chili un genre *Tepualia*.

Cornacées. Cette petite famille se divise en 2 groupes phytogéographiques, l'un plutôt boréal avec le genre *Cornus*, et l'autre austral. Celui-ci comprend plusieurs genres s'échelonnant de la Nouvelle-Zélande (*Griselinia*, *Corokia*), et de la Polynésie (*Dorisia*, *Laulea*) à l'Afrique du sud (*Curtisia*), Madagascar (*Grevea*, *Kaliphora*, *Melanophylla*). L'unique espèce africaine de *Curtisia*, *C. faginea*, se retrouve à Saint-Hélène. Le genre néo-zélandais *Griselinia* existerait également en Amérique du Sud.

Scrofulariacées. Le genre *Hebe* (100 spp), australo-papou (Nouvelle-Guinée, Australie du S. E., Nouvelle-Zélande), a 3 espèces à la pointe de l'Amérique du sud.

Turnéracées. Le genre américain tropical *Piriqueta* (29 spp) compte 3-4 espèces à Madagascar et 1 en Afrique du Sud. Bien que le genre soit largement tropical américain, nous le plaçons dans la flore australe en raison de son extension assez extraordinaire à Madagascar et à l'Afrique du Sud.

Eucryphiacées. Le genre *Eucryphia* est dispersé entre 3 petites aires australes : 2 espèces au Chili, 1 au Sud-Est de l'Australie, 2 en Tasmanie.

Monimiacées. Le genre *Laurelia* a deux espèces de grands arbres, l'une en Nouvelle-Zélande, l'autre au Chili.

Ericacées. Le genre *Pernettya* est découpé en 3 aires principales : une aire andine de la Terre de feu au Mexique, une seconde en Tasmanie et une troisième en Nouvelle-Zélande.

Rosacées. L'aire du genre *Acæna* (allié au genre boréal *Poterium*) s'étend sur la Nouvelle-Zélande, le sud de l'Australie, la région du Cap, l'Amérique du Sud et l'Amérique centrale.

Roridulacées. Flore du Cap. Famille proche des Byblidacées représentée en Australie.

Plus loin nous tirerons les conclusions de l'écartèlement de cette flore australe intercontinentale.

DISJONCTIONS AFRICAINES¹

Il est assez frappant de constater que des familles tropicales sont présentes à la fois dans le Monde paléotropical, asiatique et océanien, et dans le nouveau Monde, mais absentes ou réduites à des éléments peu nombreux sur le continent africain. S'il s'agissait de quelques cas isolés, peut-être ne conviendrait-il pas d'attacher une grande importance à ces faits qui pourraient trouver des explications écologiques, mais comme il s'agit d'un faisceau de faits nombreux, on ne peut manquer d'être étonné de cette véritable disjonction africaine de grands groupes pantropicaux et d'en entrevoir des explications d'ordre paléoclimatique. Nous examinerons donc les cas où des familles, tribus, présentes en Asie-Océanie-Amérique sont absentes ou presque en Afrique.

Fagacées. *Quercus* et *Castanea* existent en Afrique du Nord sous un climat tempéré méditerranéen. Ces genres sont également présents avec de nombreuses espèces en Asie du Sud-Est sous des climats subtropicaux. Il n'est guère étonnant qu'on ne les trouve plus en Afrique nettement tropicale, bien que les *Quercus* « descendent » en Amérique tropicale en suivant les montagnes jusqu'en Colombie. L'Asie du Sud-Est et l'Indonésie tropicales sont le domaine d'autres genres proches de *Quercus* et *Castanea*, qui n'ont aucun correspondant ni en Amérique ni en Afrique.

Le genre tempéré *Fagus* présent de l'Est des U.S.A. au Japon, est disjoint en Asie centrale entre l'Inde et la Chine. Le genre austral *Nothofagus*, entre le Chili et l'Australie, n'existe pas en Afrique.

Juglandacées, Ulmacées (*Ulmus*), Bignoniacées (*Catalpa*, *Campsis*), Staphyléacées, de la flore tempérée Nord, représentées en Amérique, parfois aussi en Europe, et en Asie du Sud-Est, n'ont aucun relai en Afrique tropicale.

Lauracées. Un cas net de disjonction africaine tropicale est marqué dans l'importante famille des Lauracées :

1. AUBREVILLE. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. C. R. Soc. Biogéo. (1955).

	AMÉRIQUE	AFRIQUE	MADA- GASCAR	ASIE S.-E.- OCÉANIE
<i>Sassafras</i> env.	1 sp	0	0	1
<i>Lindera</i> env.	2	0	0	60
<i>Ocotea</i> env.	200	3	17	0
<i>Phoebe</i> env.	25	0	0	5
<i>Endiandra</i> env.	2	0	0	50
	(Chili)			
<i>Litsea</i>	1	0	0	100
<i>Cryptocarya</i> env.	7	6	8	80
		(Afr. austr.)		

Il convient ici de souligner, à côté de la pauvreté africaine, la relative richesse malgache en Lauracées, puisque, outre les *Ocotea* et *Cryptocarya*, Madagascar comprend des genres endémiques, *Polameia* (4 spp) et *Ravensara* (18 spp.).

A ce tableau de vide africain continental il convient d'opposer le cas du genre *Beilschmiedia* qui est répandu de l'Amérique tropicale à l'Australie et la Nouvelle-Zélande avec, contrairement à tous les autres genres de la famille, une abondante représentation dans la forêt dense africaine de plaine et de montagne, de l'Est et de l'Ouest, soit 80 espèces environ. C'est pratiquement la seule Lauracée que l'on trouve dans la forêt dense guinéo-congolaise, alors que les Lauracées en général sont abondantes dans les forêts denses de l'Amérique du Sud, de l'Asie du Sud-Est, de l'Océanie, et même de Madagascar (5 genres, 53 spp). Les *Ocotea* décrits pour l'Afrique sont l'un (*Hypodaphnis*) localisé dans une petite aire du bas Cameroun, les 2-3 autres dans les montagnes de l'Afrique orientale.

Myrtacées. Une disjonction aussi nette existe dans la considérable famille des Myrtacées (env. 80 genres, 3 000 spp.) surtout concentrée dans l'hémisphère Sud, en Amérique du Sud, Australie et Mélanésie. Comme dans la famille précédente où un seul genre avait adopté l'Afrique tropicale et y proliférait, un cas semblable se présente chez les Myrtacées avec le genre *Eugenia* (incl. *Syzygium*), pantropical, abondamment représenté en Afrique tropicale et à Madagascar.

Il faut ajouter l'unique espèce de *Metrosideros*, genre australo-papou et des îles Hawaï (30-40 espèces), décrite dans la flore du Cap.

Nous donnerons plus loin une explication particulière de la disjonction africaine des Myrtacées.

Théacées. Les Théacées ou Ternstroëmiacées sont abondamment représentées en Asie tropicale du Sud-Est et en Océanie (17 genres), puis encore en Amérique tropicale (12 genres). Plusieurs genres sont même communs à l'Asie et à l'Amérique : *Ternstroemia*, *Stuarlea*, *Laplacea*, *Eurya*, *Gordonia*. L'Afrique est très peu pourvue de Théacées : 2 espèces de *Melchiora* (proche de l'*Adinandra* asiatique), 2 espèces de *Ternstroemia*, 1 espèce de *Ficalhoa*. Un autre genre monospécifique, *Vinea*, existe aux

Canaries et à Madère; Madagascar possède un genre endémique, *Asle-ropeia* à 5 espèces.

Il est intéressant de noter la grande dispersion des Théacées africaines. *Melchiora* compte 2 espèces de hautes montagnes, une occidentale dans l'île de San Tomé, l'autre orientale, abondante par places au Kivu, Tanganika, Ouganda. *Tersntræmia* de même a une espèce au Gabon (Mayumbé), et l'autre dans les montagnes du Tanganika. L'espèce unique de *Ficalhoa* est répandue en montagne de l'Angola à l'Afrique orientale.

Cette dispersion et cette localisation étroite des espèces leur donnent un caractère de reliques.

Wintéracées. Cette petite famille à prédominance australe n'a aucun représentant en Afrique. Elle compte 6 genres mélanésiens dont le genre *Drimys* connu aussi en Amérique tropicale avec 4 espèces.

Illiciacées. Un seul genre *Illicium*, présent en Floride (1-2 espèces), répandu en Chine, au Japon et en Indo-malaisie avec 18 espèces.

Schizandracées. Petite famille dérivée des Magnoliacées à 2 genres et 47 espèces asiatiques et indo-malaises. Le genre *Schizandra* a une espèce américaine (Floride et Sud-Est des U.S.A.). Absente en Afrique.

Magnoliacées. Famille de 12 genres et plus de 100 espèces caractérisant plutôt les régions tempérées de l'hémisphère nord, mais également répandu dans les régions tropicales indo-malaises. Trois genres sont communs à l'Amérique et à l'Indo-malaisie; *Magnolia*, *Talauma*, *Liriodendron*. Disjonction africaine totale.

Elæocarpacées. Cette petite famille proche des Tiliacées comprend l'important genre *Sloanea* dont les 50 espèces sont distribuées entre l'Amérique tropicale, l'Indo-malaisie et l'Australie, sans aucune espèce africaine. Madagascar en revanche est comprise dans l'aire du genre *Elæocarpus*, étendue de l'Asie du Sud-Est à la Nouvelle-Calédonie et à l'Australie.

Monimiacées. Famille principalement de l'hémisphère sud; sur 32 genres et 350 espèces, elle ne comprend en Afrique, de la Nigéria au Gabon, que 3 espèces d'un genre endémique *Glossocalyx* et, en Afrique orientale, 3 espèces d'un genre *Xymalos*. En revanche, de Madagascar on a décrit 5 genres, dont l'un *Tambourissa* (25 spp.) « détache » une espèce à Java.

Symplocacées. Famille à un seul genre, mais comptant de nombreuses espèces (env. 300), de l'Amérique tropicale et centrale, de l'Asie du Sud-Est, de Malaisie et d'Australie; elle est absente de l'Afrique.

Styracacées. Un seul genre africain à 2-3 espèces du Cameroun au Congo, pour 8 genres et 120 spp., en Amérique (Nord et Sud), en Europe (*S. benzoin*), surtout dans l'Asie du Sud-Est et en Malaisie. Le genre *Hua* de la forêt gabonaise avec 2 espèces est parfois réuni à cette famille.

Sabiacées. Famille surtout de l'Asie du Sud-Est, mais également de l'Amérique. Le genre *Meliosma* est découpé en quelque 60 espèces chinoises et indo-malaises, et environ 40 espèces américaines tropicales.

Actinidiacées. Famille américaine tropicale et de l'Est asiatique tempéré et subtropical.

Il est essentiel de remarquer que la plupart de ces familles disjointes appartiennent aux deux flores tempérées ou subtropicales du Nord et du Sud, ce qui se conçoit aisément lorsqu'il s'agit de familles de la flore tempérée subarctique, qui en Afrique ont très peu de contact avec la véritable flore tropicale, mais qui se comprend mal en ce qui concerne les familles plutôt australes puisque celles-ci dans les autres continents se mélangent avec la flore typiquement tropicale lorsque le contact physique est établi. Cependant les exceptions remarquables observées à propos de ces rares genres de Lauracées (*Beilschmiedia*) et Myrtacées (*Eugenia*) qui prolifèrent dans les forêts denses guinéo-congolaises prouvent que ces familles pourraient s'y développer, comme elles le font par exemple dans les forêts denses équatoriales américaines. Leur quasi-exclusion africaine des forêts denses tropicales est un fait curieux qui appelle une explication. Nous en proposerons plus loin.

DE L'ASSISE CONTINENTALE DES FAMILLES ET TRIBUS TROPICALES

Nous avons d'abord montré comment les familles des plantes ligneuses se groupaient en zones latitudinales, la plus riche floristiquement étant la bande intertropicale. D'un continent à l'autre nous retrouvons les mêmes principales familles qui constituent le fonds commun des flores tropicales de l'ancien et du nouveau monde. Cependant à propos de la curieuse disjonction africaine, effaçant ou presque du continent africain un certain nombre de groupes tropicaux et subtropicaux importants, déjà des aspects d'une différenciation floristique africaine sont apparus. Plus généralement l'étude de la flore du Monde tropical, fait ressortir fréquemment des caractères floristiques différentiels d'un continent à un autre, à l'échelle des plus grands groupes taxonomiques, familles, sous-familles, tribus de sorte qu'il apparaît qu'à l'échelle continentale la flore tropicale et subtropicale peut être caractérisée par la présence ou au contraire par l'absence de certains de ces grands groupes floristiques. Cette constatation se situe ainsi à l'inverse de celle que nous avons faite en remarquant à propos de la disjonction africaine que beaucoup de

familles et même de genres étaient communs au nouveau et à l'ancien monde. On comprend aisément qu'il en soit ainsi si l'on admet que chaque famille tropicale eut pour origine spatiale une part large ou au contraire étroite de la bande intertropicale puis aussi que la séparation géographique des continents fut dès la naissance de la flore, ou au cours de son évolution, la cause indirecte d'une spécialisation floristique à l'échelle continentale. Le résultat actuel est qu'il y a une flore tropicale du nouveau monde, une flore africaine, une flore de l'ancien monde laquelle peut être divisée en flore du Sud-Est asiatique, flore malaise, flore mélanésienne, flore australienne, etc. Cette étude chorologique d'ensemble est encore très difficile à faire aujourd'hui, nos connaissances phytogéographiques sur les flores tropicales étant encore très loin d'être complètes mais déjà, même avec les seules données acquises, il est permis de l'esquisser.

En résumé, il y a des unités pantropicales supérieures de flores tropicales aux plus hauts niveaux de la hiérarchie taxonomique, et parfois même souvent à celui des genres, mais aussi il y a une spécialisation « verticale » évidente correspondante aux continents. Il est même vraisemblable qu'avec les progrès de la classification, lorsque les familles seront définitivement divisées en tribus et sous-tribus, où les points de vue taxonomiques s'allieront aux points de vue phylétiques, c'est-à-dire à mesure que la classification des Angiospermes deviendra plus proche de la classification naturelle vers laquelle tous les efforts des taxonomistes doivent tendre, lorsque nous serons arrivés à ce stade naturel « final », les coupures hiérarchiques devenant plus rationnelles et aussi plus nombreuses, alors on s'apercevra probablement que les divisions floristiques deviendront mieux adaptées aux divisions géographiques, et aussi que l'emprise des flores est dans une large mesure véritablement continentale (géographique). La taxonomie et la chorologie pourront être de plus en plus et de mieux en mieux liées. En même temps nous nous apercevrons que vraisemblablement l'évolution actuelle se manifeste différemment dans le même groupe d'un continent à un autre, c'est-à-dire que les diversifications intercontinentales ont tendance à s'accroître, les divergences s'accroissant avec le temps dans l'espace¹.

Indiquons donc maintenant sur un tableau quelques grands caractères floristiques distinctifs de flores continentales, qui nous seront utiles pour la suite de notre exposé, faisant ressortir du point de vue géographique la richesse relative caractéristique et l'absence de certains groupes taxonomiques. Cette richesse est exprimée sommairement par 3 signes, le plus grand signifiant grande richesse; le moyen, richesse moyenne; le plus petit, représentation par 1 ou un très petit nombre d'espèces. Un tiré signale l'absence. Ce tableau d'un seul coup d'œil fait ressortir la

1. Chez les Sapotacées que nous avons particulièrement étudiées à l'échelle générale, l'évolution générale porte sur l'oligomérisation, la réduction des cycles de l'androcée, et la suppression des appendices de la corolle et des staminodes. Mais au surplus en Amérique, chez les Sidéroxylées, il y a une tendance vers la tétramérie, la dioécie et la réduction du nombre des loges de l'ovaire, qui ne se manifestent pas dans la même tribu en Afrique, ou rarement.

	Amérique	Afrique	Afrique capienne	Madagascar	Asie S.E. et Malaisie	Mélanésie Australie Polynésie
BOMBACACEES						
Catostematiées	*	-	-	-	-	-
Durionées	-	-	-	-	*	*
Gyranthérées	*	-	-	-	-	-
Matisiées	*	-	-	-	-	-
BROMELIACEES	*	*	-	-	-	-
CACTACEES	*	*	-	-	-	-
CANELLACEES	*	*	-	*	-	-
DIPTEROCARPACEES	-	-	-	-	*	*
Monotéoidées	-	*	-	*	-	-
EPACRIDACEES	-	-	-	-	*	*
ERICACEES						
Arbutoidées	*	-	-	-	*	-
Ericoïdées	-	*	*	*	-	-
Rhododendroïdées	-	-	-	-	*	*
Vaccinioïdées	*	*	-	-	*	-
HAMAMELIDACEES	*	*	-	*	*	*
HIRTELLACEES	*	*	-	-	-	-
HUMIRIACEES	*	*	-	-	-	-
IRVINGIACEES	-	*	-	-	*	-
LAURACEES	*	*	*	*	*	*
LECYTHIDACEES						
Foetidées	-	-	-	*	-	-
Napoléoniées	*	*	-	-	-	-
Lécythidées	*	-	-	-	-	-
Planchoniées	-	*	-	-	*	-
LEGUMINEUSES						
Caesalpinioïdées	*	*	*	*	*	*
MELIACEES						
Swieteniées	*	*	-	-	-	-
MYRTACEES						
Leptospermoidées	-	-	-	-	*	*
Myrtoïdées	*	*	-	*	*	*
PITTOSPORACEES	-	*	-	*	*	*

	Amérique	Afrique	Afrique. capienne	Madagascar	Asie S. E. et Malaisie	Mélanésie Australie Polynésie
PROTEACEES	*	*	*	*	*	*
ROSACEES (excl. Chrysobalanofidées)	*	*	*	*	*	*
SAPOTACEES (s. l.)	*	*	-	*	*	*
Madhucofidées	-	-	-	-	*	*
Mimusopées	-	*	-	*	*	*
Pycnandrées	-	-	-	-	*	*
Sarcospermées	-	-	-	-	*	-
THEACEES	*	*	-	*	*	*
VOCHYSIACEES	*	*	-	-	-	-

diversité des compositions floristiques à l'échelle continentale. Il ne concerne qu'un petit nombre de familles. L'imperfection et l'insuffisance actuelles des divisions systématiques et chorologiques des autres familles ne permet pas actuellement de le compléter. Le tableau n'a donc qu'une valeur suggestive qui a cependant un intérêt heuristique pour le développement des recherches.

Une des marques les plus facilement visibles de l'individualisme continental des flores est l'existence de familles ou sous-familles endémiques. Nous en écrivons une liste non exhaustive ci-dessous, en soulignant les plus importantes quant au nombre des genres et espèces.

AMÉRIQUE : Aetoxicacées, Bixacées, *Broméliacées* (excl. 1 sp. Pitcarnia), Brunelliacées, *Cactacées* (excl. 1 sp. Rhipsalis), Caryocaracées, Chlorantacées, Crescentiées (Bignoniacées), Crossomatacées, Cyclantacées, Cyrillacées, Fouquieracées, Garryacées, Gomortégacées, *Humiriacées* (excl. 1 sp. africaine), Julianacées, Kœberliniacées, Lacistémacées, Lissocarpacées, Marcgraviacées, Matisiées (Bombacacées), Pelliciéracées, Picrodendracées, *Quinacées*, Théophrastacées, Thurniacées, Trigoniacées, Tropæolacées, *Vochysiacées* (excl. 2 spp. africaines).

AFRIQUE : Greyiacées, Heteropyxidacées, Hoplestigmatacées, Lepidobotryacées, Médusandracées, Mélianthacées, Monotéidées (Diptérocarpacées), Myrothamnacées, Octoknematacées, Oliniacées.

AFRIQUE CAPIENNE : Achariacées, Bruniacées, Geissolomatacées, Grubbiacées, Pénæacées, Roridulacées.

MADAGASCAR : *Didiéracées*, Didymélacées, *Chlénacées*, Geosiridacées, Humbertiées, Médusagynacées (Seychelles), Ropalocarpacées.

ASIE DU SUD-EST ET MALAISIE (s. l.) : Cercidiphyllacées, Cryptéro-

niacées, Duriées (Bombacacées) Euptéléacées, Lophopyxidacées, Tetraméristacées, Trochodendracées.

AUSTRALIE-POLYNÉSIE : Akaniacées, Amborellacées, Austrobaileyacées, Balanopsidacées, Casuarinacées, Corynocarpacées, Degeneriacées, Eupomatiacées, Himantandracées, Myoporacées, Strasburgériacées, Trimeniacées.

Tous les éléments de ces groupes sont enrobés dans un fonds considérablement complexe de Rubiacées, Annonacées, Euphorbiacées, Sapindacées, Ebénacées, etc... dont la classification géotaxonomique est, répétons-le, incertaine ou n'est pas faite.

Si les comparaisons chorologiques étaient développées au niveau des genres, nous nous apercevriions que nombre de genres sont communs à plusieurs continents, ou même sont pantropicaux. Nous n'en donnerons pas une liste qui serait trop longue et cependant peu significative pour en tirer des conclusions, d'autant plus que les études taxonomiques plus approfondies montreraient probablement que certains genres ne sont pas parfaitement homogènes et que des coupures s'imposeraient rationnellement, lesquelles se révéleraient souvent être en rapport naturel avec les distributions géographiques. Au cours de ces dernières années plusieurs grands genres considérés comme appartenant à l'Amérique et à l'Afrique, ont dû être décomposés en genres spéciaux, américains ou africains, très proches sans doute, ayant certainement une lointaine souche commune, mais néanmoins distincts. Nous pensons, par exemple, chez les Légumineuses Cæsalpinoïdées, au *Macrobium*, scindé opportunément en *Macrobium* vrai américain, et *Gilbertiodendron* africain; ou encore *Guibourlia* africain détaché de *Copaïfera* américain et africain; chez les Mimosées au *Piptadenia*, coupé en *Piptadenia* vrai américain et *Piptadeniastrium* africain¹. Chez les Sapotacées dont nous avons entrepris récemment une révision générale à l'échelle générique², j'ai été conduit à admettre le découpage du vieux genre linnéen *Chrysophyllum*, en *Chrysophyllum* vrai, genre américain monotypique et d'autres genres américains, *Cynodendron*, *Ecclinusa*, *Prieurella*, et africains, *Gambeya*, *Donella*, *Zeyherella*, etc... Cet exemple des Sapotacées où nous avons séparé 125 genres nous a montré qu'il n'y avait dans la famille qu'un seul genre vraiment pantropical, *Manilkara*, dont dérivent par ailleurs dans les îles des Océans indien et pacifique d'autres genres : à Madagascar, *Labramia*, *Faucherea*; aux Seychelles, *Northia*; en Océanie, *Northiopsis*.

Des comparaisons, même limitées, que nous avons pu faire il se dégage de l'analyse du fonds commun floristique tropical cette notion des divisions continentales de la flore tropicale, caractérisées par l'abondance

1. De plus en plus souvent, les divisions taxonomiques s'ajustent aux divisions continentales. FARRON vient de diviser (1967) le vieux genre *Ouratea*, américain et africain, en plusieurs genres : *Ouratea* strictement américain et des genres africains *Idertia*, *Rhabdophyllum*, *Campylospermum* (africain et asiatique).

2. AUBREVILLE A. — Sapotacées. Mém. Adansonia (1964).

relative ou l'absence de quelques grands groupes floristiques et la présence de groupes endémiques. Il existe ainsi une flore américaine, une flore africaine, une flore malgache, une flore indo-pacifique (Asie du Sud-Est et Malaisie), une flore australo-papoue (mélanesienne, et polynésienne). Par certains groupes la flore africaine est proche de la flore américaine, par d'autres la flore africaine est plutôt à rapprocher de la flore indo-pacifique. Les deux premières ont en commun, au premier examen sommaire, la grande abondance des Cæsalpinioidées; la flore indo-pacifique est définie nettement par la flore des Diptérocarpacées¹. La flore australo-papoue se caractérise plutôt par les Myrtacées, Protéacées et Epacridacées.

Il existe cependant des genres, et même des espèces qui ont, selon les apparences, franchi les océans et se retrouvent d'un continent au voisin. Ces liaisons intercontinentales sont très intéressantes parce qu'elles suggèrent des explications sur les voies et les modes de dispersion vraisemblables, actuels ou d'âge ancien.

Plus particulièrement évocateurs sont les cas où une seule ou un très petit nombre d'espèces existantes sur un continent paraissent être géographiquement détachées du centre de concentration du genre qui se trouve sur un autre continent. Le problème est plus simple puisque le sens de la dispersion est évident.

LIAISONS INTERCONTINENTALES

I. CAS D'AIRES SATELLITES EXTRA-ATLANTIQUES, AMÉRIQUE-AFRIQUE. GENRES ET ESPÈCES DU LITTORAL ET DES RÉGIONS OCÉANIQUES.

Trois cas se présentent :

- a) Celui d'espèces caractéristiques des flores du littoral atlantique, flore de mangrove surtout.
- b) Genres ou familles ayant leur centre de concentration en Amérique et ayant de rares représentants sur la face occidentale de l'Afrique.
- c) Cas opposé de genres africains occidentaux ayant quelques espèces en Amérique.

Les exemples sont relativement peu nombreux eu égard aux nombres floristiques en cause.

a) ESPÈCES DES RIVAGES ATLANTIQUES, MANGROVES ET PLAGES.

De part et d'autre de l'océan atlantique se trouvent les mêmes espèces bordières ou du moins des espèces très affines, soit dans les mangroves, soit dans les fourrés littoraux. Nous citerons d'abord les plus communes et les plus connues de la mangrove, les palétuviers du genre *Rhizophora* (*R. mangle*, *R. Harrisonii*, *R. racemosa*) et *Avicennia nitida*; des Combrétacées arbustives, *Laguncularia racemosa*, *Conocarpus erectus*; des Papilionacées arbrisseaux, *Sophora occidentalis*, *Dalbergia ecasta-*

1. A l'exclusion de la sous-famille africaine des Monotoïdées.

phyllum, *Drepanocarpus lunatus*. Dans les fourrés littoraux, *Chrysobalanus orbicularis* et *C. ellipticus* (Rosacées) correspondant au *C. icaco* américain, *Manilkara lacera* et *M. Welwitschii* (Sapotacées) correspondant au *M. sericea* du Brésil.

Sur les bords sableux ou marécageux de la mer et des lagunes, du Sénégal au Congo, et dans les régions côtières américaines depuis la Floride et les Antilles jusqu'au sud du Brésil, *Annona glabra* (= *A. palustris*).

Hernandia beninensis, arbre des îles de Fernando Po et de San Tomé, poussant non loin de la mer, dans les formations secondaires. Espèce endémique mais très voisine de *H. sonora* du littoral des Antilles.

Cependant toutes les espèces arbustives caractérisant par place les bords de mer ne traversent pas l'Océan atlantique. Sur les littoraux américains se trouvent par exemple, sans correspondants africains :

Guttifères, *Calophyllum brasiliense* var. *antillanum*;

Polygonacées, *Coccoloba uvifera*;

Papilionacées, *Pterocarpus officinalis*;

Simaroubacées, *Suriana maritima*. Sa distribution est étrange dans le monde : présent sur le littoral atlantique de la Floride au Brésil; absent sur le littoral atlantique africain, mais présent sur la côte orientale africaine, à Madagascar (côte orientale), sur les côtes asiatiques, puis absent des îles du Centre de l'Océan Pacifique et de la côte pacifique américaine.

Rappelons ici combien la mangrove atlantique d'une façon générale est pauvre en espèces, comparativement à la mangrove indienne.

b) GROUPES TYPIQUEMENT AMÉRICAINS REPRÉSENTÉS PAR DE RARES ÉLÉMENTS EN AFRIQUE OCCIDENTALE.

Sacoglottis gabonensis. La famille des Humiriacées est, à l'exclusion de l'espèce ci-contre, exclusivement américaine. Depuis la récente révision de J. CUATRECASAS elle compte 8 genres, 49 espèces et plusieurs sous-espèces et variétés. Le genre *Sacoglottis* comprend 8 espèces y compris l'espèce africaine *S. gabonensis*, laquelle est taxonomiquement proche de l'espèce type du genre, *S. amazonica*. Le genre est surtout amazonien et guyanais. Il fréquente les forêts denses humides. Un petit arbre *S. guianensis* habite cependant les campos cerrados amazoniens.

Une seule espèce se trouve dans les secteurs maritimes de la forêt guinéo-congolaise, signalée depuis la Sierra Leone jusqu'à l'Angola. C'est un arbre moyen ou grand, très remarquable par son gros tronc très tortueux, profondément et irrégulièrement cannelé. La frondaison est puissante, la cime est fortement branchue mais le couvert est léger. L'espèce est grégaire. En Côte d'Ivoire elle se présente souvent par bouquets ou même en véritables peuplements dans la forêt sur sol très humide, voire marécageux. C'est au Cameroun et surtout au Gabon qu'elle prend dans les secteurs maritimes sa plus vaste extension. Dans le bas Cameroun, associée au *Lophira alata*, elle constitue un type très particulier de forêt (Forêt à *Sacoglottis* et *Lophira* ou forêt à « Akouapo »

et « Azobé »). Au Gabon elle est associée à l'Okoumé (*Aukoumea Klaineana*) dans les plaines sableuses. Les arbres prennent alors de grandes dimensions, et on a donné quelquefois à la forêt à *Sacoglottis* le nom de « forêt cathédrale ». Cette espèce, comme l'Okoumé et comme l'Azobé au Cameroun, est capable d'envahir les espaces découverts. C'est une espèce typique de lumière. Cette répartition et ce mode de dispersion sont des arguments en faveur de l'hypothèse, que j'ai déjà proposée ailleurs, de l'extension relativement récente de la forêt à Ozouga et Okoumé du Gabon¹, et de l'origine probablement anthropique de la forêt à Ozouga et Azobé du bas Cameroun.

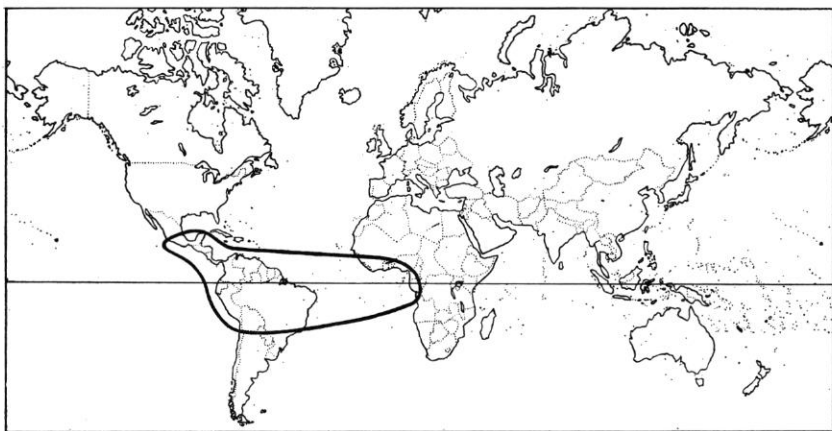


Fig. 1. — Aire des Humiriacées. Type d'une famille américaine ayant une espèce unique sur la face atlantique de l'Afrique occidentale.

Les fruits du *S. gabonensis* sont mangés par les éléphants qui propagent les graines dans les savanes de l'Ouest du Gabon et à l'intérieur du pays. Néanmoins l'aire géographique de l'espèce est très nettement atlantique. L'espèce, par exemple, n'existe pas dans la forêt de la cuvette congolaise.

Toutes ces conditions géographiques et écologiques se conjuguent pour reconnaître à l'unique *Sacoglottis* africain, si proche de l'espèce américaine *S. amazonica*, une origine transatlantique. Le fruit est une grosse drupe ellipsoïde de 3-4 cm de longueur dont l'endocarpe bosselé, très dur est creusé de cavités remplies d'une résine. Ces drupes flottent et se déposent sur les rives des cours d'eau. CUATRECASAS signale que des drupes de *S. amazonica* auraient atteint l'Angleterre portées par des courants marins traversant l'océan atlantique à partir des deltas

1. AUBREVILLE A. — Savenisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia* sér. 2, 2 (1), 1952.

de l'Orénoque et de l'Amazone. Il est vraisemblable qu'il en a été de même pour l'espèce du Gabon dérivée de *S. amazonica*, elle a trouvé dans les forêts humides et les savanes littorales de l'Ouest africain un terrain favorable à sa large expansion. C'est un cas peu douteux d'une propagation transocéanique par les courants marins d'un « noyau » très dur, résineux et flottable.

Swartzia. Ce genre de Légumineuses Cæsalpinoïdées est typiquement américain. Il comprend environ 130 espèces d'arbres petits ou moyens, rarement très grands, des forêts denses humides, souvent ripicoles et plus rarement des campinas sur sable blanc amazoniens et des campos et forêts sèches type de ceux du fleuve Tapajoz. Ce genre est essentiellement amazonien et guyanais. DUCKE a cité 54 espèces pour l'Hylæa.

Très curieusement 2 espèces sont africaines. L'une *S. fistuloides* est un arbre de taille moyenne de la forêt dense guinéo-congolaise, disséminé depuis la Côte d'Ivoire jusqu'au Congo, sans être jamais abondant. L'autre est un arbuste des savanes boisées et forêts claires africaines dont l'aire est considérablement étendue, puisqu'elle va de la Gambie à l'ouest, à la Tanzanie à l'est et, dans l'hémisphère austral du Mozambique, à la Rhodésie et au S. W. africain. En dépit de son nom de *S. madagascariensis* elle n'existe pas à Madagascar.

Ces deux *Swartzia* sont taxonomiquement très voisins et j'ai ailleurs considéré qu'il s'agissait d'espèces écophylétiques. Les fruits sont de longues gousses noires, indéhiscentes, à surface vernissée, cylindriques, un peu toruleuses, longues de 8-30 cm, mais parfois beaucoup plus longues; elles contiennent de nombreuses graines. S'il s'agit d'une migration transocéanique d'une espèce américaine, celle-là doit être très ancienne, si l'on considère l'aire géographique considérable presque pan-africaine de *S. madagascariensis*.

Il est à noter que la tribu des Swartziées est exclusivement américaine (7 genres) et africaine (3 genres).

Erismadelphus. La famille des Vochysiacees est typiquement tropicale américaine (env. 5 genres, 180 espèces) à l'exception d'un seul genre monospécifique africain, *Erismadelphus*. L'espèce, *E. exsul* a été décrite avec 2 variétés var. *exsul* et var. *platyphyllus*. Son aire s'étend du sud de la Nigéria, au bas Cameroun, au Gabon et au Congo, comprise à l'intérieur de celle de la forêt humide guinéo-congolaise. L'espèce fait partie de la flore ripicole, mais on la rencontre aussi dans la forêt de terre ferme, même en altitude (Bélinga, au Gabon). Son aire s'étend au Congo (Eala) et aux galeries forestières des plateaux batékés (Ft Rousset). Cet arbre peut devenir très grand. Les fruits sont ailés, ce qui peut expliquer la large distribution de l'espèce dans la zone équatoriale proprement dite. Mais elle ne s'est pas répandue en Afrique occidentale, ni en Afrique orientale.

Andira inermis. Le genre *Andira* est américain avec une trentaine d'espèces d'arbres petits ou moyens, rarement grands, répandus dans toute l'Amérique tropicale. L'espèce *A. inermis* existe dans les Antilles notamment Cuba, en Amérique centrale (Honduras, Guatemala, Costa Rica), au Venezuela (bosquets des Llanos), en Guyane et dans une grande partie du Brésil (8 espèces d'*Andira* en Amazonie). On la trouve aussi bien dans la varzea que dans la forêt de terre ferme ou dans des savanes. Les autres espèces d'*Andira* ont des habitats variés, forêt dense humide, forêt marécageuse, forêt ripicole, campos, etc.

Le seul *Andira inermis* se retrouve en Afrique, jamais dans la forêt guinéo-congolaise, mais dans les régions semi-arides soudaniennes, sous forme d'un petit arbre trapu. C'est ainsi qu'il est signalé en Casamance, au Mali, dans le nord de la Côte d'Ivoire, et plus à l'intérieur même de l'Afrique occidentale (Province du Gourma au Niger, Sokoto en N. Nigéria du Nord, Cameroun, Oubangui-Chari et Soudan), c'est-à-dire dans la région soudanienne des steppes et savanes boisées, de préférence au bord des marigots. Son isolement taxonomique en Afrique, sa dissémination habituelle, sa médiocre régénération naturelle donnent l'impression que cette espèce n'appartient pas véritablement à la flore soudanienne, mais cependant, en supposant qu'elle se soit échappée du berceau américain, sa profonde pénétration à l'intérieur de l'Afrique d'Ouest en Est en dépit d'un fruit lourd indéhiscant n'est guère explicable par des transports passifs transatlantiques.

Annona. Genre américain tropical comptant environ 110 espèces depuis la Floride, le Mexique et les Antilles jusqu'au sud du Brésil et Paraguay. Plusieurs sont cultivées et parfois spontanées. Ce sont des arbustes ou des petits arbres, des forêts basses, fourrés, campos cerrados, parfois ripicoles. L'aire du genre a un prolongement africain. En dehors de l'*A. glabra*, espèce commune aux rivages atlantiques des deux continents, citée plus haut, la flore des savanes, savanes boisées et forêts claires de toute l'Afrique tropicale, comprend plusieurs types vicariants dont la séparation taxonomique est souvent incertaine : *A. senegalensis* et sa sous-espèce¹, *A. glauca*, celui-là taxonomiquement bien défini, limité aux régions côtières de l'Afrique occidentale, *A. stenophylla* et ses variétés.

GHESQUIÈRE et ROBYNS dans leur essai de révision des espèces africaines d'*Annona*, admettaient 10 espèces et 9 variétés. Le genre n'atteint pas spontanément Madagascar.

Les nombreuses graines des fruits charnus sont propagées par les animaux. Espèces souvent à tendance envahissante.

Symmeria paniculata. Cette polygonacée, unique espèce du genre *Symmeria*, est un arbuste ou petit arbre très caractéristique des berges des rivières et de la varzea, connu en Guyane britannique, au Venezuela

1. A. LE THOMAS. — Mise au point sur deux *Annona* africains. *Adansonia*, sér. 2, 9 (1) 1969.

(Cassiquiare), en Amazonie (Santarem, Iquitos au Pérou). Il est surprenant de la retrouver dans une aire très limitée en Afrique occidentale, de la Gambie à la Sierra Leone, au bord des cours d'eau. ADAM a signalé sa présence dans des fourrés au bord de la Gambie où elle voisine avec d'autres espèces elles aussi communes aux 2 continents, comme *Christiana africana*, *Ceiba pentandra* ou espèces très voisines, de l'un à l'autre, comme *Pterocarpus santalinoides* africain proche ou identique à *Pterocarpus amazonicus*.

L'habitat ripicole, l'aire africaine étroitement limitée à un secteur côtier sont un cas où une origine relativement récente par transport transocéanique d'ouest en est semble plausible.

Christiana africana. Genre monospécifique de Tiliacées. Petit arbre des galeries forestières et des rives des cours d'eau dans la zone des forêts denses semi-décidues de l'Afrique occidentale, très répandu mais très peu abondant. Il est signalé depuis le Sénégal, la Casamance et la Gambie jusqu'au Chari, au Soudan, en Angola et jusqu'aux Comores et Madagascar.

L'espèce est également américaine et ripicole : Honduras, Guyane anglaise, N.-E. du Brésil (Ceara), Rio Branco, Maranhao, Pernambouc, Matto Grosso.

Ce cas peut être interprété comme celui du *Symmeria paniculata*, bien que son aire couvre presque toute l'Afrique.

Pterocarpus santalinoides. Le genre pantropical de Papilionacées, *Pterocarpus*, compte environ 550 espèces. En Afrique des espèces sont répandues dans la forêt guinéo-congolaise et, plus nombreuses encore dans les savanes boisées et forêts claires de la région soudano-zambézienne. L'une d'elles, un petit arbre, est exclusivement ripicole, dans les galeries forestières et aussi dans la traversée des forêts denses. L'espèce a été rapprochée d'une espèce amazonienne et guyanaise des varzea, *P. amazonicus*.

Heisteria. La souche de ce genre d'Olacacées est en Amérique tropicale où se diversifient une quarantaine d'espèces d'arbustes et de petits arbres, depuis le sud du Mexique jusqu'au Pérou et l'Amazonie, contre seulement 2-3 espèces d'arbustes dans la forêt guinéo-congolaise.

Byttneria catalpifolia. Cette espèce du genre pantropical *Byttneria* proche de *Theobroma*, de la famille des Sterculiacées, compte une sous-espèce africaine des formations secondaires, du Ghana à l'Ouganda et à l'Angola. La sous-espèce *catalpifolia* est américaine. Le genre bien que pantropical est surtout américain (plus de 80 espèces sur un total d'environ 130 espèces dont 5 africaines seulement). En outre *B. guineensis*, arbuste sarmenteux épineux découvert en Sierra Leone serait proche de *B. filipes* du Brésil et du Paraguay.

Rapatéacées. Cette famille de plantes de marais (10 genres, 25 espèces) a son aire principale en Amérique tropicale, et une aire secondaire sur la façade atlantique de l'Afrique avec 2 genres, chacun à une espèce, *Maschalocephalus* (Sierra Leone, Libéria, Côte d'Ivoire), *Aparlea* (Gabon).

Mayacacées. Famille de Monocotylédones à un seul genre américain *Mayaca*, de plantes de marais ou aquatiques (Amérique du sud, Floride, Antilles, Amérique centrale); elle a un représentant unique en Afrique, *M. Baumii*, dans le sud-ouest africain.

Mapania. Cypéracées de forêt dense humide, américaines et surtout africaines. Une espèce, *Mapania purpuriceps*, est commune au Gabon et à la Guyane.

Vismia. Genre américain de petits arbres, arbustes et lianes de la famille des Hypéricacées, comptant 27 espèces américaines et 7 espèces dont 5 dans la région guinéo-congolaise et 2 dans les formations forestières côtières de l'Afrique orientale (Kenya, Tanzanie). En Afrique occidentale, surtout espèces des formations secondaires et lisières de forêt.

Chez les Monocotylédones nous citerons encore 2 exemples remarquables, témoins de liaisons très anciennes avec l'Afrique des flores xéro-philés néo-tropicales.

Velloziacées. Petite famille sud-américaine de xérophytes (200 espèces) à 2 genres, *Barbacenia* (Brésil central aride) et *Vellozia* (Brésil méridional, Est Bolivie). Une espèce de *Vellozia* a une aire africaine considérable s'étendant sur l'Afrique australe, l'Afrique orientale, Madagascar, la Somalie et la côte sud de l'Arabie, *V. schnitzleinia*. Une variété *occidentalis* a été décrite du centre de la Nigéria.

Broméliacées. Cette famille tropicale d'épiphytes est exclusivement américaine à l'exception d'une unique espèce trouvée en Guinée (ex française) du genre *Pitcairnia*, *P. feliciana*.

c) LA SITUATION INVERSE DE GENRES AYANT LEUR CENTRE DE GRAVITÉ MANIFESTEMENT SUR LE CONTINENT AFRICAIN ET D'OÙ PARAISSENT S'ÉCHAPPER QUELQUES ESPÈCES AMÉRICAINES EST PLUS RARE.

Dialium. (Cassiées). La plupart des espèces de *Dialium* sont africaines (30) et, environ 5 indo-malaises. Ce sont de grands arbres ou moyens des forêts denses humides en Afrique. Une seule espèce, *D. guianense*, est américaine. On la trouve, parfois abondante, dans les forêts denses humides, mais aussi au bord des rivières, en Amérique centrale, dans les Guyanes et au Brésil, parfois même en peuplements dans les forêts des plaines côtières de Vera Cruz au Mexique.

Symphonia. (Guttifères). Le *Symphonia globulifera* est un grand arbre caractéristique des forêts marécageuses où il se groupe parfois en peuplements purs, en Afrique et en Amérique (Guyanes, Amérique centrale, Vénézuëla). Madagascar est un centre d'endémisme très remarquable du genre avec 16 espèces.

Mammea (Guttifères). La même extraordinaire distribution s'observe avec le genre *Mammea* (= *Ochrocarpus*). Il y a une concentration d'espèces à Madagascar (21), avec une aire s'étendant à l'Asie (7), à l'Indonésie (13), l'Océanie (8), mais à l'ouest il n'y a plus qu'une seule espèce de grand arbre dans la forêt dense humide guinéo-congolaise, *M. africana* et une unique espèce sœur américaine, *M. americana*.

Gambeya. Ce genre africain est représenté dans la flore amazonienne par l'unique espèce *G. excelsa*.

II. CAS D'ESPÈCES AFRICAINES OCCIDENTALES ISOLÉES APPARTENANT A DES GROUPES INDO-MALAIS OU OCÉANIENS.

Nous avons déjà à propos de la disjonction africaine cité le cas d'espèces reliques de Théacées isolées dans la forêt dense africaine. Ajoutons à celui-ci des cas de disjonctions nettement plus extraordinaires puisqu'ils concernent des espèces de grands arbres isolées dans la forêt guinéo-congolaise, appartenant à des genres malais dont ils sont donc séparés par des distances considérables, depuis la côte guinéenne de l'Afrique jusqu'en Malaisie, par le continent africain, l'océan indien et les déserts intermédiaires, sans aucun relais signalé, pas même en Afrique orientale.

Sindora Klaineana (Cæsalpinioïdées). Le genre est indo-malais (18 spp), répandu en Malaisie et dans le sud-est asiatique. Il existe une unique espèce africaine, arbre exclusivement de la région côtière du Gabon, surtout dans l'arrière mangrove.

Ctenolophon Englerianus. Arbre des forêts marécageuses du Gabon. Le genre avec 3 espèces est malais. Famille des Ctenolophonacées proche des Linacées.

Tarrietia utilis et **T. densiflora** (Sterculiacées). Le genre *Tarrielia* malais et australien compte plus de 10 espèces. Les 2 espèces de la forêt guinéo-congolaise sont très localisées, la première en Afrique occidentale, la seconde au Gabon.

Mansonia altissima, M. diatomanthera, M. numphæifolia (Sterculiacées). Trois espèces de grands arbres de la forêt occidentale africaine. Les 2 autres espèces connues sont indiennes, de la Birmanie et de l'Assam (*M. Gagei*, *M. dipikæ*).

Pterygota (Sterculiacées). Genre asiatique et océanien, compte 2-3 espèces dans la forêt guinéo-congolaise.

Hildegardia (Sterculiacées). Genre indo-malais. Une seule espèce *H. Barteri* en Afrique occidentale, mais également 2 autres à Madagascar.

Alors que les cas de disjonction analogues signalés de part et d'autre de l'Océan atlantique pourraient s'expliquer par des transports passifs océaniques d'un continent à l'autre, de semblables explications pour ces espèces africaines occidentales séparées des centres malais de grande

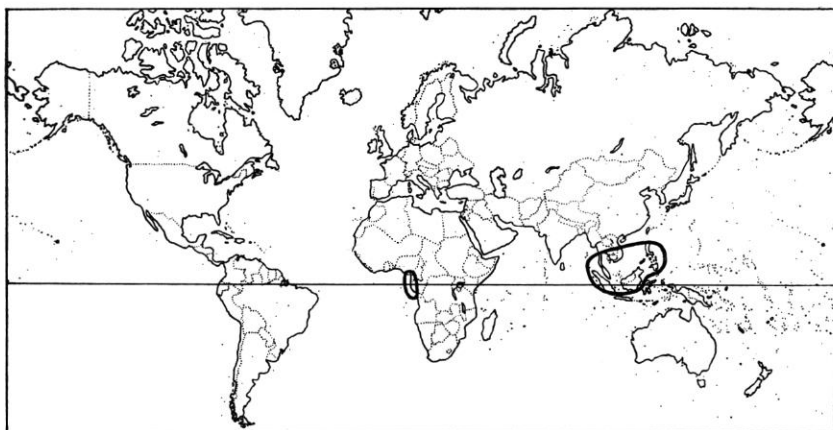


Fig. 2. — Aire des Ctenolophonacées. Type d'une famille indo-malaise ayant une espèce sur la côte occidentale africaine.

densité spécifique par un continent, des déserts et un océan sont inimaginables. Il faut donc admettre que les aires de ces espèces aient été rattachées autrefois aux aires malaises d'origine, c'est-à-dire supposer des bouleversements intervenus dans la répartition des flores et des formations végétales tropicales, d'abord pour rapprocher ce qui aujourd'hui est séparé, puis pour disloquer et aboutir à la situation présente.

Le cas d'une Méliacée **Melia dubia**, est un peu différent. Le genre *Melia* compte une douzaine d'espèces indo-malaises et une unique espèce africaine. Celle-ci est un arbuste des savanes et galeries forestières de l'Afrique orientale (Kenya) qui traverse l'Afrique centrale et atteint les lisières de forêts secondaires du nord de l'Angola et du Gabon (Mayumbé). Ce cas diffère de ceux des précédentes espèces, parce que l'aire africaine est continue de l'Océan indien à l'Océan atlantique et qu'il concerne une espèce caractéristique des formations sèches ou secondaires, laquelle ne fait pas partie de la flore dense humide guinéo-congolaise.

Un sous-arbrisseau de la même famille des Méliacées pose un cas analogue, **Naregamia africana**, des formations steppiques du littoral

angolais, est très proche d'une espèce *N. alata* de l'Afrique orientale et de l'Inde.

L'espèce **Canarium Schweinfurthii** (Burséracées) est bien représentative de ces liaisons très excentriques avec la flore malayo-papoue. Cette espèce, la seule du genre, arbre commun de toute la forêt guinéo-congolaise, essentiellement des formations secondaires, n'appartenant pas à la véritable flore autochtone africaine humide, se rattache à la Malaisie par une espèce vicariante à Madagascar et en Afrique orientale, une dans l'île Maurice, une dans l'Inde, le centre de concentration se trouvant à Sumatra (15 ssp), Bornéo (21 spp), en Nouvelle-Guinée (21 spp), Moluques (10), Célèbes (10), Australie (3), c'est-à-dire 1-2 espèces africaines pour 75 malaises et mélanésiennes.

Parmi les **Sophorées** les liaisons afro-asiatico-malaises sont relativement nombreuses :

Des relations entre l'Afrique occidentale et la lointaine Malaisie ont été signalées, mais avec des relais en Afrique orientale et en Afrique centrale. Ainsi un grand arbre des forêts décidues guinéo-congolaises (de la Côte d'Ivoire au centre du Congo) *Pericopsis elata*, a une espèce vicariante (écophylétique), petit arbre des savanes guinéennes, *P. laxiflora*, lequel a une espèce homologue dans les savanes zambéziennes, *P. angolensis*, puis en Tanzanie, *P. Schliebenii*. L'Océan indien plus à l'est forme barrage jusqu'à l'espèce indo-malaise et micronésienne *P. Mooniana*.

Une chaîne d'espèce d'arbustes lianes du genre *Bowringia*, relie *B. Mildbrædii* du sud de la Nigéria, au Congo et Angola, à *B. sp.* de Madagascar et à une espèce du sud de la Chine et de Bornéo.

A Dalhousiea africana, arbuste sarmenteux du Cameroun et du Gabon correspond une espèce de l'Assam (N.-E. Inde) et du Pakistan oriental.

BRUMMITT vient de décrire un genre nouveau de Sophorée, découpé du genre *Baphia*, comprenant 2 espèces de lianes : *Airyiantha Schweinfurthii* de l'Afrique centrale et occidentale, et *A. borneensis* de Bornéo et des Philippines.

Rappelons l'exceptionnelle diffusion du genre *Sophora*, arbuste des fourrés des bords de mer.

III. CAS DES LIAISONS. MADAGASCAR-ASIE, OCÉANIE.

La flore malgache en majeure partie est d'affinités africaines. A cet égard Madagascar est une grande île détachée du continent africain voisin. Il est intéressant pour juger des possibilités de transmission des flores à travers les océans de savoir que l'île a reçu un certain nombre d'espèces, en provenance évidente de genres malais, ou indiens, ou australiens. Ces espèces se tiennent habituellement dans les forêts littorales de l'île mais aussi parfois à l'intérieur du pays. Donnons quelques exemples, certains extraordinaires en raison des distances considérables qui séparent Madagascar des aires de concentration des genres.

Rhamnacées. *Colubrina*: 5 spp Madagascar, Afrique orientale; 18 Amérique, Nouvelle-Calédonie, Océanie, Australie, Malaisie, Inde.

Ixonanthacées. *Allantospermum*: 2 sp. : 1 Madagascar, 1 Bornéo.

Anacardiacées. *Gluta*: 1 sp. Madagascar; Inde, Péninsule malaise Indochine.

Rutacées. *Chloroxylon*: 1 sp Madagascar; 1 Inde.

Evodia: 11 spp Madagascar; 4 Australie.

Vepris: sur 51 spp., 23 à Madagascar; 1 à Ceylan; les autres en Afrique orientale et Afrique du sud.

Toddalia: Madagascar et Indonésie.

Simaroubacées. *Samandra* : Madagascar 1 sp.; 10 autres en Asie du S.-E. et Australie.

Icacinacées. *Apodytes* : Madagascar 2 spp.; 10 autres en Afrique orientale et Af. du Sud, Ceylan, Malaisie, Australie.

Ulmacées. *Aphananthe*: Madagascar 1 sp.; 1 en Amérique centrale; 1 indo-austral-malaise; 1 sino-japonaise.

Dilléniacées. *Wormia*: Madagascar 1 sp.; 20 en Mélanésie, Malaisie et Inde.

Hibbertia: Madagascar 1 sp.; 90 en Australie; 18 en Nouvelle-Calédonie.

Nepenthes. Nous rappelons ici le cas de ce genre très original de 67 espèces, malaises principalement, qui a une seule espèce à Madagascar, une autre aux Seychelles, et une à Ceylan.

Trichopodacées. Plantes herbacées à court rhizome, dans une aire indienne couvrant Madagascar, le sud de la péninsule indienne, Ceylan et la péninsule malaise.

Flacourtiacée. *Erythrospermum*: Madagascar 2 spp.; Asie et Océanie.

Moracées. *Bleekrodea*: Madagascar 1 sp.; Bornéo 1.

Arthropodium: Madagascar 1 sp.; Australie, Nouvelle-Zélande 1.

Si remarquables que soient ces cas, ils ne constituent tous ensemble qu'une part infime de la flore malgache, qui est une flore africaine ayant évolué sur place.

IV. RELIQUES DE VARIATIONS MÉSOGÉENNES

Il y a des cas, plus extraordinaires encore que ceux que nous venons de citer, de liaisons Madagascar-Antilles-Amérique sans traces de relais ou au contraire avec des jalons encore placés sur le parcours mésogéen présumé. On sait que la Téthys ou la Mésogée fut une mer secondaire et tertiaire ou une succession de bassins, qui avant les soulèvements alpins, réunissait l'Atlantique réduit à une mer caraïbe à l'emplacement approximatif de la Méditerranée actuelle et se prolongeait jusqu'à l'Inde, puis par d'autres branches, notamment une en direction de Madagascar. Cette mésogée fut alors une voie de communication pour les flores, surtout si à ces époques les conditions climatiques y étaient favorables à la végétation tropicale, comme on l'admet généralement. Voyons ces cas :

Manilkarées. Présence de deux formes les plus primitives de Manilkarées, les seules existant dans la flore actuelle des Sapotacées, l'une *Murieanthus*, aux Antilles, l'autre *Muriea* en Afrique orientale; genres monospécifiques par ailleurs très voisins.

Sidéroxylées. Succession de plusieurs genres apparentés de *Sideroxylon* sur l'axe possible de la mésogée : *Mastichodendron* (Amérique centrale, Antilles), *Sideroxylon* (Canaries, Iles du Cap Vert), *Argania* (sud marocain), *Spiniluma* (Éthiopie), *Monothea* (Afghanistan), *Sideroxylon* (Afrique orientale et Madagascar), *Sinosideroxylon* (sud Chine). Toutes les Sidéroxylées forment ainsi une chaîne mésogéenne; en dehors de laquelle elles n'existent pas (absentes notamment de l'Afrique occidentale et centrale). Si on devait en juger par le nombre actuel des espèces, le centre de dispersion des *Sideroxylon* devrait être placé dans le secteur géographique des îles de l'Océan indien, Madagascar-Mascareignes-Seychelles.

Scrofulariacées. Aire disjointe mésogéenne du genre *Campylanthus* : Macaronésie-Somalie-Arabie-NW Inde.

Tiliacées. Le genre *Carpodiptera* présent en Afrique orientale et à Madagascar, existe aussi à Cuba d'où est originaire l'espèce type. *C. cubensis* Griseb. La voie mésogéenne est concevable.

Comme reliques de la voie mésogéenne citons encore quelques fougères :

Adiantum reniforme : Macaronésie, Madagascar, Réunion.

Actinopteris australis : Iles du Cap Vert, Afrique du S.-E., Madagascar, Arabie, Inde.

LA MANGROVE INDO-PACIFIQUE

Elle occupe tous les rivages vaseux de l'Océan indien et de l'Océan pacifique occidental, africain, asiatique et océanien. Il est bien connu que floristiquement elle est beaucoup plus riche en genres et espèces que la mangrove de l'Océan atlantique. On lui attribue : Rhizophoracées : 3 *Rhizophora*, 5 *Bruguiera*, 3 *Ceriops*, 1 *Kandelia*; Sonneratiacées : 4 *Sonneratia*; Combrétacées : 2 *Lummitzera*; Lécythidacées : 1 *Barring-*

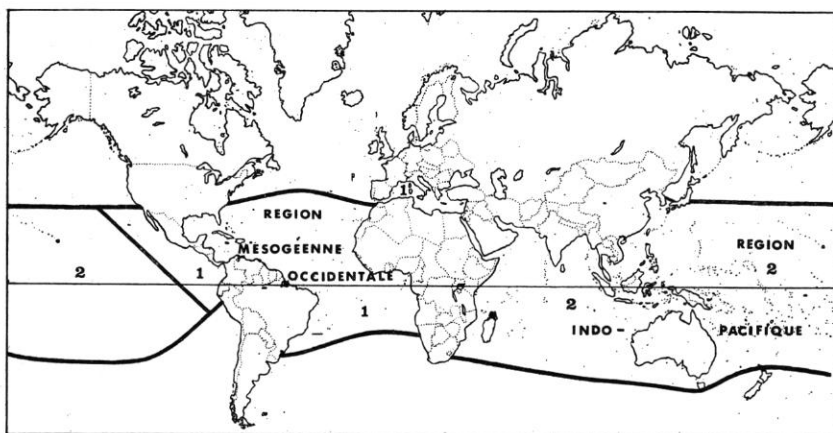


FIG. 3. — Régions tropicales de la distribution des mollusques montrant la limite au delà des côtes pacifiques de l'Amérique, de la Région mésogéenne occidentale (atlantique). D'après « National Géographique ».

tonia; Myrsinacées : 2 *Aegiceras*; Guttifères : 1 *Calophyllum*; Verbénacées : 3 *Avicennia*; Simaroubacées : 1 *Samadera*; Euphorbiacées : 1 *Excoecaria*; Sterculiacées : 3 *Heritiera*; Méliacées : 2 *Xylocarpus*, 1 *Amoora*; Légumineuses : 1 *Crudia*; Rubiacées : 1 *Scyphiphora*; Malvacées : 1 *Hibiscus*; Acanthacées : 1 *Acanthus*; Palmiers : 1 *Nipa* et 1 *Phœnix*. A ces espèces il faudrait aussi ajouter, pour compléter la liste de ces espèces du bord des eaux, celles de la flore des plages, dunes et rocaillies, appartenant aux genres : *Thespesia*, *Sophora*, *Sindora*, *Pongamia*, *Inlsia*, *Acacia*, *Coccoloba*, *Suriana*, *Maba*, *Dodonæa*, *Hernandia*, *Tournefortia*, *Pemphis*, *Casuarina*, *Terminalia*, *Pisonia*, *Manilkara*. Dans les formations marécageuses littorales, autres que la mangrove, on trouverait encore de nombreux *Barringtonia*, des *Melaleuca*, *Calophyllum*, *Xylocarpus* et *Pandanus*.

Toute cette flore de mangrove ne s'étend pas dans le Pacifique central et oriental. Elle ne dépasse pas la ligne d'andésite qui limite les formations basaltiques du Pacifique à l'est. En particulier il est remar-

quable d'observer qu'elle n'atteint pas les rivages américains du Pacifique. Sur les côtes pacifiques américaines on retrouve des *Rhizophora* de la flore atlantique et un curieux genre endémique monospécifique *Pelluciera*, du Costa Rica à la Colombie, à racines à échasses dont on a fait le type d'une petite famille, les Pelliciéracées proche des Théacées (*P. rhizophoræ*). Il est très important de constater en vue de l'étude de la dynamique des flores océaniques et américaines que des espèces de mangrove à dispersion océanique n'aient pas réussi à traverser l'Océan Pacifique et à se fixer sur les rivages américains.

Cette constatation est à rapprocher de celle mise en lumière à propos de la répartition des poissons du Pacifique. Il existerait à ce point de vue une province indo-ouest pacifique et une province atlanto-est pacifique. Une barrière aurait toujours existé dans la partie orientale du Pacifique entre la faune des poissons de la côte pacifique américaine et celle du Pacifique occidental compris entre la côte orientale d'Afrique le Japon, l'Australie et Hawaï¹.

Cependant quelques espèces banales sont communes aux bords de mer atlantique et pacifique : *Hibiscus tiliaceus*, *Coccoloba uvifera*, *Suriana maritima*, *Maba buxifolia*, *Dodonæa viscosa*, *Pisonia aculeata*.

Cela n'est pas étonnant puisqu'à certaines époques la rupture de l'isthme de l'Amérique centrale a permis la communication entre la Mésogée et le Pacifique.

DISJONCTIONS TRANSPACIFIQUES ET DISJONCTIONS AFRICANO-EUROPÉENNES

A propos de la disjonction africaine nous avons cité de nombreux groupes floristiques présents à la fois en Amérique et en Asie-Malaisie séparés par le hiatus africain. Trois conceptions sont possibles à leur sujet : ou bien ce sont des groupes initialement pantropicaux aujourd'hui dédoublés en deux groupes continentaux séparés à la suite de la disparition ancienne du chaînon africain; ou bien ce sont des groupes géminés transpacifiques sans aucun rapport avec l'Afrique, dont l'un est issu de l'autre par des transports passifs, ou ils résultent de migrations par le moyen des ponts transpacifiques; ou encore il s'agit de pseudo-disjonctions, dues à une conception très large des familles, mais qui n'ont plus de sens, par exemple, à l'échelle de sous-familles ayant des assises continentales distinctes.

De nombreux genres en effet sont communs à l'Asie-Océanie d'une part et à l'Amérique d'autre part. Leurs aires se font face, à l'ouest et à l'est, séparées par l'immensité de l'Océan Pacifique. Le contact a-t-il existé autrefois le long de ponts transpacifiques? Ou bien des transports passifs ont-ils permis à un genre initialement américain ou asiatique ou océanique, de coloniser la façade opposée à celle qu'il occupait primi-

1. Il en est de même pour la distribution des mollusques. (Fig. 3).

tivement. Des transports passifs, par les oiseaux grands voiliers ou les courants marins sont vraisemblables et même certains pour expliquer au moins en partie le peuplement végétal des îles. Toute une littérature existe déjà sur ce sujet. On a montré aussi la possibilité de la formation ancienne d'immenses ponts intercontinentaux transpacifiques¹, disparus sans laisser de traces. Il est certain que nous voyons aujourd'hui sur nos cartes de tels ponts ou chapelets d'îles, comme celui de l'Amérique centrale, les chapelets des Antilles et la guirlande des Mascareignes. La guirlande des îles de la Sonde n'est que le rebord du plateau continental indonésien. Nous sommes très loin de l'image de ponts de longueur démesurée transocéaniques, et surtout de ponts transpacifiques.

Nous croyons que la plupart des grands groupes taxonomiques communs à l'Amérique, à l'Asie et l'Océanie firent partie autrefois d'aires continues pantropicales, mais que pour des raisons dont la discussion ne peut être qu'à base très hypothétique, le chaînon africain est venu à manquer.

La liaison africaine existe parfois aujourd'hui, très ténue, chez certains genres. Par exemple nous pensons que les deux genres de la famille des Guttifères *Symphonia* et *Mammea* sont d'origine malgache, parce qu'ils forment une concentration exceptionnelle d'espèces à Madagascar, de 16 et de 21 espèces respectivement. Or il n'existe qu'une espèce, très largement répandue de chacun de ces genres en Afrique tropicale, *Symphonia globulifera* et *Mammea africana*; la première se retrouve en Amérique toujours très commune, et la seconde donne suite à une espèce vicariante, *Mammea americana*. Toutes deux ont des fruits lourds, qui ne peuvent être propagés qu'à courte distance par des animaux.

La disjonction africaine n'a pas toujours existé. La preuve indubitable que l'on pourrait alléguer à l'appui de cette affirmation serait d'ordre paléontologique. Des fossiles africains permettraient d'établir la liaison interrompue. Ils n'existent malheureusement pas. Mais nous pouvons faire des raisonnements par analogie en considérant la zone tempérée européenne où les recherches de fossiles ont prouvé d'une manière irréfutable à propos de certaines espèces la présence en Europe d'une aire ancienne indiquant la continuité entre leurs aires actuelles vivantes américaine et asiatique. Tels sont les cas bien connus de *Liriodendron tulipifera*, *Liquidambar orientalis*, des *Nyssa*, *Symplocos*, *Magnolia*, *Aesculus* (1 espèce encore vivante dans les Balkans), espèces disparues durant les glaciations quaternaires.

Certes les causes de disjonctions tropicales ne peuvent avoir la même explication que les disjonctions européennes du quaternaire, mais on conçoit comment peuvent se produire des disjonctions même considérables par effacement de certaines parties d'aires sous des causes plus ou moins mystérieuses.

Les aires américaines et asiatico-océaniques peuvent aussi pro-

1. VAN STEENIS. — The land-bridge theory in botany. *Blumea* 11 (2), 1962.

venir de deux phylums différents, le chaînon africain n'ayant jamais existé ou peu. Dans ce cas les disjonctions ne sont qu'apparentes.

La disjonction africaine des Myrtacées (80 genres) par exemple s'explique si on attache l'importance qu'il mérite au fait que cette famille se divise en deux sous-familles, l'une les Myrtoïdées essentiellement américaine, l'autre les Leptospermoïdées concentrée en Australie, Mélanésie, Malaisie. Les Myrtacées archaïques dont elles dérivent occupaient deux aires distinctes, l'une dans l'hémisphère occidental, l'autre dans l'hémisphère oriental, c'est-à-dire que l'on peut concevoir que originellement l'Afrique fut un continent situé en dehors des aires principales des Myrtacées primitives. La disjonction africaine constatée aujourd'hui est un fait qui aurait donc son explication à l'aube même de la formation des Myrtacées.

Restent les cas particuliers des genres pantropicaux *Eugenia* (+ *Syzygium*), *Myrtus* et *Metrosideros*. *Metrosideros* mélanésien et polynésien, a un unique représentant dans les flores du Cap. Il existe aussi une espèce d'un genre affine *Tepualia* au Chili. Cette disjonction de rares espèces très loin du centre de concentration du genre rentre dans le cadre explicatif des liaisons australes gondwaniennes déjà signalé.

Le genre *Myrtus* est très dispersé, entre une espèce méditerranéenne (*M. communis*), le Sahara central (*M. Nivellii*), Madagascar et l'Amérique du Sud. Il faut le considérer comme le genre ayant les limites les plus orientales du groupe ancestral américain des Myrtoïdées, et ce cas rentre dans le cas général des genres effectivement disjoints de l'Afrique.

Le genre cosmopolite *Eugenia* (Myrtoïdée) avec ses 800 (— 1 400) espèces, abondant partout dans la zone tropicale, y compris l'Afrique, pose un cas d'exception problématique.

PRÉLUDES A L'HISTOIRE TERTIAIRE¹ DES FLORES D'ANGIOSPERMES

Nous pensons avoir montré que les flores d'Angiospermes se distribuaient en bandes latitudinales à travers les continents, leur séparation physique étant souvent renforcée par des obstacles géographiques, océans et déserts. Dans chacune de ces bandes il y a un fonds commun floristique, formé des mêmes familles, tribus et souvent genres, que l'on retrouve dans chaque continent. Son existence implique qu'il y ait eu à l'origine unité territoriale. Ensuite des évolutions se sont manifestées, variables d'un lieu à un autre, aboutissant à des divisions nouvelles en tribus et genres à l'intérieur d'une même famille. Des lignées évolutives diverses se sont tracées en rapport avec la distribution géographique des terres et des reliefs. Les flores se sont donc diversifiées d'un continent

1. Suite à leur histoire crétacée.

à un autre, mais il est resté un fonds commun à tous les continents. Les profondes ressemblances évidentes qui subsistent entre les flores américaines, africaines, asiatiques, océaniques, à des latitudes comparables sont à mon avis inexplicables si à l'origine on n'admet pas qu'elles furent réunies physiquement. Les migrations par transports passifs, d'un continent à un autre, qui se sont produites dans le cours des temps géologiques, sont peu importantes en regard de l'unité fondamentale d'origine qui est le fait essentiel. Les coupures continentales, les changements climatiques, ont pu favoriser la diversité taxonomique, mais initialement nous ne pouvons pas concevoir que dans chaque bande écologique, il n'y eut un mélange des mêmes unités taxonomiques supérieures primitives. D'une façon précise nous ne pouvons comprendre cette unité fondamentale floristique qu'à l'intérieur d'une même masse continentale, d'un unique continent primitif, sinon compact, du moins modérément découpé, c'est-à-dire que nous en revenons nécessairement au thème wégenérien. On ne peut y échapper. Cela ne signifie pas qu'un tel continent fût couvert d'une flore à la composition partout homogène dans chaque bande latitudinale. Déjà la diversité des familles existait de l'est à l'ouest, du nord au sud, résultant de conditions inimaginables régnant ici et diverses ailleurs, auxquelles se modelait l'évolution, familles déjà très développées ici, absentes plus loin. Mais lorsque, suivant la théorie de WEGENER, ce continent initial se fissura et que les continents écartelés, s'éloignèrent les uns des autres, chaque fragment libéré emportait avec lui un peu de la diversité des flores existantes. Celles-ci continuaient à évoluer cette fois alors indépendamment dans chaque continent, multipliant le nombre des genres apparentés de l'un à l'autre, tandis que d'autres genres pouvaient disparaître, et qu'ainsi la différenciation taxonomique ne pouvait nécessairement que s'accuser. Durant la période tertiaire se sont formés les empires floraux américains, africano-malgache, asiatico-malais, mélando-australien à l'intérieur de la bande proprement tropicale, tous différents soit d'origine et par le jeu de l'évolution, mais ayant conservé un fonds commun encore indélébile. Telle est notre conception de départ.

Si on peut donner encore dans quelques cas une certaine importance à des liaisons transocéaniques des flores continentales, comment pourrait-on envisager plus particulièrement une explication semblable dans le cas de la disjonction de la flore tempérée ou subtropicale australe sur lequel nous avons insisté, où des éléments nombreux d'une même flore spéciale se retrouvent à l'extrémité sud de tous les continents à des distances considérables les uns des autres, du Chili à l'Afrique capienne, à l'Australie. Ces terres australes excentriques furent réunies, et ces aires dispersées aujourd'hui, étaient rassemblées dans l'hémisphère austral du continent primitif.

Nous avons exposé le cas de ces espèces des forêts de l'Afrique occidentale appartenant à des genres indo-malais (p. 215), c'est-à-dire séparées des aires principales par tout le continent africain, par des déserts et par l'océan indien. Ces espèces « égarées » ont été évidemment en contact

autrefois avec les centres de dispersion des genres¹. La pensée ne peut échapper à cette nécessité d'une continuité géographique entre la flore humide africaine occidentale et la flore humide indo-malaise, à l'époque crétacée et tertiaire, liaison évidemment impossible actuellement.

Nous sommes donc ramenés à l'hypothèse de WEGENER, raisonnant en phytogéographe et biologiste, à cette construction de l'esprit si simple qu'on l'a qualifiée de simpliste, alors qu'elle est simplement géniale. Lorsqu'on examine une carte du monde, avec les continents divergeant à partir des régions polaires, se terminant en pointe aiguë en Amérique du Sud, en pointe émoussée en Afrique, et encore en chaînes de grandes îles malaises prolongeant le continent asiatique, quand ces terres ont des contours qui parfois s'adaptent comme les pièces d'un puzzle, sans avoir besoin de beaucoup forcer l'imagination, on ne peut qu'être tenté de concevoir ce que le premier fit WEGENER. Mais il fallait avoir l'audace de le faire. Nous savons quels arguments contraires ont fait valoir des géologues : non correspondance de certaines formations géologiques de part et d'autre des océans; absence constatée de tout déplacement relatif actuel des continents qui semblent donc fixés; mais tous les géologues ne sont pas d'accord², et pourquoi de l'absence de mouvement actuel devrait-on conclure à l'inexistence de déplacements dans le passé? Nous ne sommes pas qualifiés pour intervenir dans ces controverses de géophysique, mais seulement en tant que botaniste et biologiste. Nos arguments sur la nécessité d'un groupement primitif des flores sont en effet aussi valables que d'autres, et nos raisonnements ont le même poids que d'autres lorsqu'ils s'appuient sur des faits bien constatés. Personnellement nous avons essayé plusieurs hypothèses possibles qui puissent expliquer la répartition actuelle des flores, aucune ne nous a donné satisfaction, et nous avons été conduit, en dépit d'une résistance intérieure due à un préjugé défavorable né presque inconsciemment des multiples critiques adressées à l'hypothèse de WEGENER, à admettre une telle hypothèse comme la seule satisfaisante pour des phytogéographes.

Reconstruire le monde crétacé et tertiaire est évidemment une entreprise téméraire, bien qu'il soit très facile de jongler avec les continents et de les rassembler, d'abord par des considérations de configuration, et aussi par tendance naturelle à rapprocher les territoires aux flores affines. C'est pourquoi s'il ne convient pas d'attribuer une valeur objective trop grande à tous les essais de reconstitution, ce sont tout de même des cartes de ce genre qui furent vraiment celles de la figure du monde pré-tertiaire.

L'Amérique du Sud s'encastre tout naturellement dans les creux occidentaux du continent africain; l'Inde, la Malaisie, l'Australie se rapprochent de l'Afrique orientale et de l'Afrique du Sud, comblant plus

1. M^{me} VAN CAMPO a fait le rapprochement du pollen de *Sindora Klaineana* avec le pollen d'une espèce de la Sibérie occidentale, du Jurassique-Paléocène, *Loranthites pilatus* (Grana Palynologica 4, 3, 1963). Peut-être pourrait-on voir dans l'espèce sibérienne le chaînon d'âge crétacé qui manque entre le Gabon et l'Asie du Sud-Est.

2. HEIRTZLER. — Sea-floor spreading. Scientific American. Déc. 1968.

ou moins l'actuel Océan indien, et formant un aggloméré probablement plus ou moins découpé, auquel on a donné le nom de continent de Gondwana.

Dans notre croquis des continents tertiaires nous avons maintenu proche de l'Afrique et de l'Indo-Malaisie, mais néanmoins bien séparé un continent austral, rassemblant le bloc australo-papou (Australie et Nouvelle-Guinée), la Nouvelle-Zélande, les îles mélanésiennes, le conti-

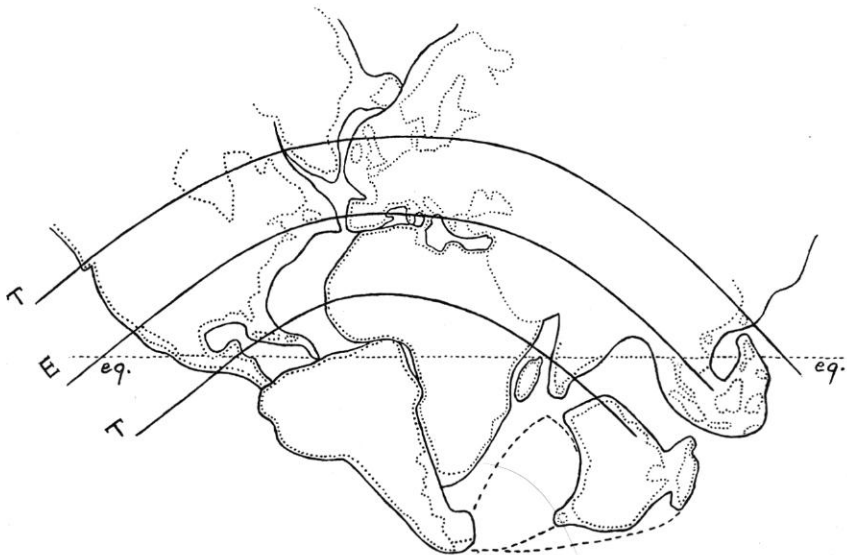


Fig. 4. — Un moment de la géographie de l'aube de l'ère tertiaire. Croquis d'assemblage possible de la partie tropicale et australe du monococontinents wégénérien, inspiré de WEGENER et de DU TORR. Les lignes pointillées délimitent les actuels continents. Les lignes pleines les masses continentales vraies comprenant les plateformes continentales bordières. Les mers épicontinentales ne sont pas figurées. E et T, équateur et tropiques tertiaires; eq. équateur actuel. Les emplacements du continent antarctique et des îles mélanésiennes sont entourés d'une ligne de traits.

nent antarctique aux limites imprécises et relié à la pointe de l'Amérique du Sud. Ainsi est dégagé l'assise territoriale d'une flore australe distincte bien qu'ayant beaucoup d'éléments communs avec les flores asiatique, sud-africaine et sud-américaine.

Alors les grandes bandes florales éoclimatiques peuvent se constituer sans discontinuités embarrassantes du nord au sud au travers de l'unique masse continentale wégénérienne, probablement coupée en trois : le continent laurasien et le continent gondwanien séparés par la mésogée ou Téthys, laquelle n'était pas un obstacle au contact entre flores territoriales, de l'importance des océans actuels, mais probablement plutôt, étant donnée son orientation grossièrement ouest-est de l'emplacement actuel des Antilles à l'Inde, une voie possible de contacts et de migrations; et enfin un continent antarctique.

Après l'éclatement de la croûte continentale initiale et dérive des continents nouvellement formés, les flores ont évolué d'une manière indépendante, et, tout en gardant les caractéristiques du fonds original, se sont individualisées donnant naissance aux flores continentales actuelles.

HYPOTHÈSE SUR LA POSITION ET LES DÉPLACEMENTS DE L'ÉQUATEUR TERTIAIRE

La position de l'équateur par rapport aux continents a varié au cours des temps géologiques, c'est notre seconde hypothèse fondamentale. Nous ne nous intéresserons qu'à l'équateur tertiaire auquel était lié la flore tropicale et même vraisemblablement les premières phases du développement explosif des Angiospermes modernes. On peut admettre en effet que l'activité de l'évolution de la flore a été maximum aux latitudes équatoriales qui bénéficient du maximum d'énergie solaire, là où les autres conditions de milieu étaient également propices (eau, humidité, absence de troubles climatiques). Avons-nous quelques indices ou arguments qui nous permettraient de placer avec quelque vraisemblance la position de l'équateur tertiaire. Les études sur la rémanence magnétique de certaines roches, sur la position des dépôts d'évaporites, sur la direction des dunes, c'est-à-dire des vents alizés, ont autorisé certains auteurs à tracer la position hypothétique de l'équateur depuis les temps les plus reculés¹.

WEGENER déjà avait dans son continent aggloméré dessiné la ligne de l'équateur tertiaire. Elle traversait le golfe du Mexique, puis l'Afrique du Nord, le nord de l'Égypte, l'Inde et la Malaisie. Cette position dans notre hémisphère nord nous paraît acceptable en vue de l'explication des faits de répartition des flores exposés plus haut.

Dans cette hypothèse, s'ajoutant à celle du continent unique, l'Europe, les États-Unis, l'Amérique centrale, l'Inde et la Malaisie qui étaient en communication largement ouverte auraient joui d'un climat tropical ou équatorial favorable au développement de ce qui est encore aujourd'hui le fonds commun pantropical des flores. Cette conséquence est en accord avec ce que nous savons ou croyons savoir des flores européennes au tertiaire d'après la paléontologie et la paléoclimatologie.

Des flores chaudes habitent alors une partie de l'Europe, ou curieusement d'ailleurs se mélangent des éléments tropicaux et des éléments apparemment tempérés, ce qui n'est nullement impossible puisque de nos jours il existe par exemple des « chênes » (*Pasania*) et des « châta-

1. OPDYKE, N. D. — The impact of paleomagnetism on paleoclimatic studies I.J.B.B. (1959).

OPDYKE, N. D. et RUNCORN, S. K. — Paleomagnetism and ancient wind directions. Endeavor (1959).

WEGENER, A. — Die Entstehung der Kontinente (1912).

WEGENER, A. — Die Entstehung der Kontinente and Ozeane (1915).

DU TOIT. — Our Wandering Continents (1937).

gniers » (*Castanopsis*) tropicaux. Certains paléontologistes ont signalé en France la présence de fossiles d'*Eucalyptus* et de Protéacées, types de la flore australe. Nous voudrions être plus assurés de la rigueur des déterminations combien délicates à faire quelquefois d'après des vestiges minimes. Dans des pollens de la flore de Londres on a déterminé également des types de Protéacées. Ce serait des indices d'un bouleversement ultérieur des flores, plus important et plus difficilement explicable encore que celui que nous admettons.

Si nous ne nous attachons pas à un fossile particulier, mais aux ensembles de ceux qui ont été identifiés, on peut retenir cette première conclusion de la présence incontestable de plantes tropicales dans le tertiaire européen. Une littérature fort importante existe sur ce sujet¹.

Cette hypothèse étant admise d'une ligne de l'équateur correspondant plus ou moins à la mésogée avant l'accentuation de la dislocation des continents, bien des faits de répartition des flores deviennent compréhensifs.

La ligne de l'équateur lentement s'est déplacée vers sa position actuelle, entraînant avec elle son cortège floristique tropical. Au nord les flores dérivées tempérées, chaudes et froides, se maintenaient et se développaient sous des climats devenus plus froids. Ici doit intervenir notre interprétation hypothétique de la disjonction africaine sur laquelle nous avons insisté. Sur le massif continent africain il est vraisemblable qu'une vaste zone plus ou moins désertique existait, correspondant toujours aux 30° latitude, au sud de la zone équatoriale, à hauteur du Sahara actuel, supposition fort plausible, car les causes de la formation de zones érémitiques à ces latitudes n'ont jamais cessé d'exister. Cette zone aride, sinon désertique, plus vaste qu'aujourd'hui en raison de la plus grande masse intérieure du continent wégénérien, a gêné le développement de la flore subtropicale et tempérée au sud. Cette flore ne s'est répandue librement que plus au sud, au delà du tropique du Capricorne, dans une bande joignant l'Amérique du Sud et ce qui est aujourd'hui l'Afrique centrale.

La permanence et l'expansion vers le cœur du continent d'un Sahara aride tertiaire prolongé à l'est d'un désert arabe, a finalement coupé à une certaine époque et d'une façon définitive, la flore tropicale africaine de la flore indo-malaise laquelle s'éloignait à l'est. Mais à l'ouest la flore tropicale africaine s'est maintenue plus ou moins en bordure de l'Océan atlantique tertiaire, sous l'influence d'une mousson, analogue à la mousson actuelle du Golfe de Guinée car comme il y eut toujours des alizés, il y eut toujours des moussons. Elle a alors entraîné avec elle

1. Présence de la flore tropicale crétacée dans le bassin de Londres et le delta du Nil (REID et CHANDLER 1933, CHANDLER 1954), au sud des U.S.A. (SEWARD, 1934).

Fossiles crétacés du Groenland (69-75°N) de Magnoliacées, Juglandacées, Fagacées.

Au Thanétien (Eocène) la flore du bassin de Paris comprenait 60 % d'espèces tropicales.

Au Spitzberg (77-80°N) à l'Eocène présence de platane, noyer, magnolia.

quelques éléments nettement malais qui finalement ont gagné les côtes actuelles du Gabon et la forêt de l'ouest africain plus généralement. C'est l'explication possible de la présence extraordinaire de ces éléments malais en Afrique occidentale alors qu'il n'existe pas le moindre relais à l'est avant l'Indo-Malaisie (p. 215).

La flore africaine plus typiquement tempérée ou subtropicale australe dans le mouvement d'ensemble est descendue vers le sud, abandonnant plus tard des séquelles ici ou là, surtout en montagne et c'est peut-être l'explication de ces reliques montagnardes, espèces identiques ou vicariantes du Cameroun et des hautes montagnes de l'Afrique orientale, aujourd'hui séparées par l'immense massif congolais de la flore équatoriale humide qui leur est écologiquement interdit.

Il faut, croyons-nous, concevoir cette flore australe au début du tertiaire comme une entité synchorologique et taxonomique, brassée par places avec la flore intertropicale, mais ailleurs et sur de grandes profondeurs en longitude et latitude isolée de cette dernière par les grands déserts tropicaux et subtropicaux. Ultérieurement elle a, de plus en plus, été rejetée vers l'extrémité des continents, comme ceux-ci se dégageaient de leur base commune septentrionale. En Afrique du Sud elle fut de plus en plus refoulée dans un domaine qui se restreignait territorialement, étant disputé vers ses limites nord par la progression de la flore tropicale humide le long des côtes occidentales, et au sud par l'extension des zones désertiques en rapport avec les changements de position du Tropique du Capricorne. Ainsi fut mis en place le dispositif actuel, où en Afrique la flore australe se réduit à une flore « capienne » à l'aire très diminuée, et à des séquelles abandonnées en Afrique centrale et à Madagascar.

Nous apporterons plus loin un correctif important à cette conception de la flore capienne venue du nord. Cette flore capienne pour nous eut deux origines très différentes, l'une africaine continentale (ex. Ericoïdées). et l'autre du sud, c'est-à-dire originellement du continent austral dont nous venons d'envisager l'existence au sud de l'Afrique (ex. Protéacées).

C'est en Afrique que les perturbations dans la stratigraphie florale furent toujours les plus importantes, parce que c'est vraisemblablement à la hauteur de ce continent que les déplacements de l'équateur furent les plus considérables. A l'opposé, en Asie du Sud-est et Malaisie, l'équateur tertiaire ne fut jamais très éloigné de l'équateur actuel, de sorte que la flore et la végétation subirent là moins de vicissitudes qu'en Afrique. Il en fut probablement de même en Amérique centrale et aux Antilles. A hauteur de la soudure Afrique-Asie au contraire la cassure entre la flore tropicale de l'Afrique du Nord et la flore tropicale indienne devait s'accuser et les déserts ou les steppes succéder partout ou presque aux formations tropicales fermées initiales de type humide ou sec.

Nous avons dans une étude antérieure¹ envisagé au quaternaire

1. AUBREVILLE. — Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale (1949).

d'autres transformations de la végétation et des flores, consécutives à un certain mouvement de bascule de l'équateur, continuant d'abord vers le sud le déplacement du tertiaire, puis revenant à une position précédemment atteinte coïncidant avec la position actuelle. Une accentuation du mouvement vers le sud aurait entraîné évidemment une progression des flores équatoriales vers le sud, surtout en suivant les chaînes de montagne, et une extension de l'aridification en Afrique centrale, tandis que la bande forestière de forêt humide aurait au moins temporairement pénétré au nord de l'hémisphère austral, tout en se maintenant dans l'hémisphère boréal dans des stations refuges humides le long des côtes de l'Afrique occidentale, surtout sur les reliefs (bastion du Cavally en Côte d'Ivoire, bastion de la Tanoé au Ghana, bastion du Gabon (Monts de Cristal), Monts de Chaillu, bastion du Biafra, bastions où actuellement encore la richesse floristique est la plus grande.

Ainsi l'équateur durant l'ère tertiaire s'est déplacé depuis ce qui était l'Europe vers le centre actuel de l'Afrique, et avec lui la bande floristique tropicale. Dans son mouvement celle-ci a laissé des séquelles. C'est l'explication de ces espèces appartenant à des flores chaudes qui subsistent encore dans la zone tempérée nord actuelle comme reliques et témoins de l'ancienne occupation de ces régions par une flore tropicale. Nous en avons donné des exemples (p. 195), que l'on pourrait considérer comme des preuves de l'ancienne emprise septentrionale de la zone tropicale et donc de son déplacement conséquent vers le Sud.

Sur la base de nos hypothèses nous avons proposé des explications à la plupart des faits curieux ou extraordinaires de répartition des flores. Il reste cependant encore à expliquer, si possible, l'absence d'homologie entre la flore tempérée chaude de l'hémisphère nord et la flore tempérée chaude de l'hémisphère sud. Nous avons admis volontiers que les voies mystérieuses de l'évolution avaient dans la bande équatoriale engendré des phylums divers, les uns se produisant dans toute cette bande, d'autres se manifestant plus à l'Est, ou plus à l'Ouest, dans des secteurs au contraire limités. C'est ainsi que par exemple les Cæsalpinioidées se sont plutôt développées vers l'Ouest et les Diptérocarpacées à l'Est, que les Sapotacées sont apparues dans toute la zone tropicale, etc. Toutes ces transformations initiales à partir des Angiospermes archaïques, ont eu des conséquences qui se manifestent encore — en gros — dans la distribution actuelle des familles et tribus. Mais on conçoit mal comment une différenciation ait pu se produire entre une flore extratropicale boréale et la flore géographiquement homologue australe, l'une et l'autre trouvant des conditions écologiques comparables dans les deux hémisphères. Nous avons rencontré la même interrogation, et constaté l'absence de réponse à propos des Conifères¹. Pourquoi existe-t-il une flore boréale et une flore australe distinctes de Conifères?

La prise en considération des fossiles change les données du problème, et le rend encore plus complexe. La séparation floristique remar-

1. AUBREVILLE. — cf. p. 195.

quable entre les bandes tempérées subarctique et australe, marquée nettement par exemple par les aires de distribution des Fagacées pour la première et celles des Protéacées pour la seconde, n'existe plus en effet si l'on considère les fossiles de *Quercus*, *Fagus* et de Protéacées. On aurait observé en effet des fossiles de *Quercus* dans des stations très australes : pointe sud de l'Amérique du Sud, S.-E. de l'Australie, Nouvelle-Zélande, c'est-à-dire en pleine zone tempérée australe; et très curieusement aussi au Nord-Est du Brésil. De même on aurait trouvé des fossiles de *Fagus* et de *Nothofagus* dans les aires actuelles des *Nothofagus* antarctiques (Terre de feu, S.-E. Australie, Nouvelle-Zélande)¹.

D'autre part les indications de Protéacées dans le tertiaire européen sont multiples : à l'éocène au pied des Pyrénées, dans le bassin parisien (*Grevillea*, *Dryandra*); à l'oligocène, en Allemagne (*Dryandra*), au samoisien des *Grevillea* dans les grès calcaires de Cilao. Rappelons ces pollens de Protéacées reconnus dans le bassin de Londres.

Un fait indiscutable est la présence exclusivement dans l'hémisphère austral d'espèces actuelles de *Nothofagus*, le hêtre antarctique, homologue du hêtre de la zone tempérée nord. Supposons qu'il n'y ait pas de doute sur la présence de fossiles de Fagacées et de Protéacées tertiaires à l'opposé des aires actuelles. Comment expliquer alors que tous les *Quercus* et *Fagus* aient disparu de l'hémisphère austral, et que toutes les Protéacées aient disparu de l'hémisphère boréal, les uns et les autres se cantonnant aujourd'hui dans les aires remarquablement homologues par rapport à l'équateur.

Il peut paraître d'abord simple de supposer que les aires tertiaires de ces groupes s'étendirent à la fois sur les deux hémisphères, hypothèse satisfaisante pour l'esprit qui n'admet pas facilement une distribution toujours limitée à un hémisphère ou nord ou sud. Mais d'une difficulté on retombe dans une autre. Pourquoi s'est fait à une certaine époque du tertiaire le clivage entre les aires nord et sud et la disparition d'une de ces aires, conduisant aux structures floristiques actuelles.

Les changements au tertiaire de la position de l'équateur laissent entrevoir la possibilité, le début, d'une explication. Le refroidissement en Europe consécutif au déplacement de l'équateur vers le Sud, à partir de sa position mésogéenne, aurait pu être défavorable aux Protéacées, alors qu'il était au contraire supporté par les Fagales. Simultanément le réchauffement austral aurait favorisé le développement des Protéacées et éliminé les Fagacées (à l'exception du seul *Nothofagus*). Au passage de la bande équatoriale et de sa végétation de forêt dense humide, chênes et Protéacées éventuels auraient été détruits, c'est ainsi qu'aujourd'hui il n'y a ni chênes, ni Protéacées dans ce type tropical humide de forêt dense de plaine, sauf rares exceptions.

L'explication que nous donnons pourrait être généralisée. On peut concevoir qu'à la fin du crétacé les aires de certains groupes d'Angiospermes étaient bitropicales, et que les déplacements de l'équateur

1. EMBERGER. — Les végétaux vasculaires, 2, 1 (1960).

et des continents furent la cause de changements bioclimatiques qui eurent pour effet de détruire en général la bitropicalité, de favoriser l'expansion d'un groupe dans un hémisphère, et éventuellement à l'opposé sa disparition dans l'autre hémisphère.

Il faut par l'esprit se reporter à une situation mouvante des continents et de leurs zones climatiques, dont nous ne pouvons nous faire une idée concrète et où, par conséquent, certains faits précis, dont les traces ont persisté de nos jours, sont hors de toute explication vérifiable applicable à leurs cas.

On signale par exemple des fossiles de Leucospermées (Myrtacées australes) dans l'Alaska. Si ces identifications sont exactes, la station est aberrante, et il faudrait concevoir des bouleversements de flores et de terres flottantes, absolument inimaginables.

Nous donnons plus loin une autre explication, plus satisfaisante pour nous, de la distinction entre les flores subtropicales et extratropicales boréale et australe. C'est qu'elles eurent primitivement des origines distinctes situées dans des parties différentes de la bande tropicale crétacée et tertiaire. L'actuelle flore australe typique (*Nothofagus* Protéacés serait issue de la partie la plus orientale de cette bande intertropicale, et elle aurait peuplé l'ancien continent subantarctique se répartissant donc entre la Nouvelle-Guinée et le sud de l'Amérique du Sud.

Cette explication nous conduit à une autre fondée sur le polyphylétisme des flores primitives. Du point de vue de la pensée logique, rien en effet ne s'oppose à la conception de plusieurs aires séparées, berceaux de mêmes familles à l'intérieur de la même zone intertropicale. Nous pourrions alors concevoir l'origine des Protéacées tertiaires, dont la présence est reconnue en Europe, dans une aire intertropicale européenne distincte de l'aire intertropicale australe que nous avons située vers la Nouvelle-Guinée et l'Australie. De même les Fagacées fossiles tertiaires australes pourraient avoir le même centre d'origine que les *Nothofagus*. Ces branches polyphylétiques auraient disparu par la suite, ne s'étant pas adaptées aux changements climatiques.

GROUPES A AIRES BIPOLAIRES OU BITROPICALES. THÉORIE GÉNÉRALE DES VAGUES FLORISTIQUES

Il existe encore quelques groupes à aires discontinues divisées par l'équateur. Dans l'ordre des Ericales, se séparent très bien géographiquement : les Epacridacées australes (surtout Australie et Nouvelle-Zélande) ; parmi les Ericacées, les Vaccinoïdées nettement boréales, bien que leurs aires débordent vers le sud de la Malaisie, dans le nord de l'Amérique du Sud et comprennent une aire disjointe et isolée, englobant les montagnes de l'Afrique orientale australe et Madagascar ; les Rhododendroïdées également boréales avec une avancée en Indo-Malaisie.

Le cas des Ericoïdées est plus curieux, puisqu'elles ne concernent

que l'Afrique et l'Europe, et plus particulièrement la flore du Cap où sont rassemblés 24 genres dont 19 endémiques et où le genre *Erica* à lui seul comprend presque 500 espèces. Plusieurs genres (*Agauria*, *Blaeria*, *Ericinella*, *Philippia*) se trouvent encore sur les montagnes africaines, de même que *Erica arborea* sur les montagnes de la Tanzanie à l'Ethiopie. C'est cette espèce que l'on retrouve autour de la Méditerranée et dans les îles macaronésiennes. L'aire africaine orientale disjointe de l'aire méditerranéenne se relie à celle-ci par une petite aire relique dans le massif du Tibesti et par des récoltes de pollens en plusieurs points du Sahara.

Erica arborea est ainsi pour nous une espèce relique d'une aire tertiaire africano-européenne d'Ericoïdées.

La même origine relictuelle est à attribuer aux 11 espèces d'Eri-coïdées de la France.

Le cas de la 4^e tribu des Arbutoïdées est plus incertain et appellerait des précisions supplémentaires. L'aire de cette tribu paraît encore centrée sur l'hémisphère nord, avec des genres comme *Arctostaphylos* dont de nombreuses espèces se trouvent dans les semi-déserts de l'Amérique du Nord, et des *Arbutus* de la côte pacifique des U.S.A. Quelques genres sont cependant nettement à part, du point de vue géographique; *Pernettya* a pour nous une origine nettement australe (Nouvelle Zélande, Tasmanie, pointe sud de l'Amérique du Sud), mais en remontant les Andes il atteint l'Amérique centrale. De même le cas du genre *Gaultheria*, surtout de l'Amérique du Sud tropicale, signalé aussi dans l'Inde et en Birmanie.

Ainsi l'ordre des Ericales est très divisé en groupes, un austral, les autres boréaux, généralement bien séparés. La famille des Empétracées offre aussi 2 genres de l'hémisphère nord tempéré, et un genre *Empetrum* avec 2 aires homologues, l'une nordique (arctique américain notamment), et l'autre couvrant l'extrémité sud de l'Amérique du Sud, ces 2 aires bipolaires étant donc parfaitement séparées.

Tous les cas d'aires éclatées dans les 2 hémisphères Nord et Sud sur tous les continents ressortissent d'explications analogues. Nous y rangerons entre autres celui du genre *Coriaria* dont des fragments d'aires se dispersent de la Méditerranée à la Nouvelle-Zélande et à la Polynésie, et du littoral pacifique de l'Amérique du Sud à la Chine et au Japon.

La famille des Cornacées (10-16 genres), à la taxonomie encore incertaine, a une distribution bihémisphérique qui peut être interprétée ainsi. Dans l'hémisphère nord, le genre *Cornus* domine avec 40-60 espèces dans la zone tempérée depuis l'Amérique du Nord (U.S.A. 17 spp.), l'Europe (France 2 spp.), l'Asie (Inde, Chine, Japon). Curieusement une unique espèce est décrite des hautes montagnes africaines du Kenya et de la Tanzanie, *C. Volkensii*. Dans la même flore tempérée asiatique, il faut ajouter les genres *Torricellia*, *Aucuba*, *Helwingia* et *Maxlisia*.

Dans l'hémisphère sud, zone tempérée, on trouve des genres homologues, *Griselinia* (Nouvelle-Zélande, Amérique du Sud), *Corokia* (Nou-

velle-Zélande) ; en Afrique australe un genre monospécifique *Curtisia* (présent aussi dans l'île Sainte Hélène).

Dans la zone tropicale enfin, Madagascar abrite 3 genres endémiques. Nous retrouvons *Maxlizia* en Indo-Malaisie jusqu'en Nouvelle-Guinée et 2 genres endémiques polynésiens. Tout cet assemblage taxonomique disparate ne s'interprète convenablement que si l'on conçoit des Cornacées crétacées s'étendant primitivement sur les deux hémisphères, puis coupées au tertiaire inférieur par l'invasion d'une nouvelle flore équatoriale, et ayant ensuite des évolutions distinctes au nord et au sud.

La famille archaïque des Hamamélidacées caractérise parmi d'autres la bande tempérée chaude subtropicale boréale, des États-Unis à la Chine. Elle est disjointe en Europe et au proche-Orient où il ne subsiste plus qu'une espèce de *Liquidambar* (*L. orientalis*) en Asie mineure. Mais son emprise tertiaire en Europe est attestée par des fossiles de *Liquidambar*, *Folthergilla*, *Parrolia*, *Hamamelis*, *Hamamelidoxylon*. La famille est absente également de l'Afrique tropicale occidentale et australe.

Il existe aussi des genres typiquement malais. Nettement austraux enfin on trouve au Queensland une petite aire d'un genre monotypique australien, *Ostrearia* ; puis en Afrique orientale tant au long des chaînes de montagnes, de l'Éthiopie au Natal, un genre *Trichocladus* à 6 espèces, et à Madagascar un genre *Dicoryphe* avec 14 espèces (+ 1 aux Comores).

Nous sommes donc en présence d'une famille anciennement très répandue dans les 2 hémisphères Nord et Sud. Son aire boréale fut disjointe à hauteur de l'Europe et de l'Afrique occidentale et centrale. L'aire australe est réduite à celles de genres excentriques montagnards (1 africain et 1 malgache), et d'un genre australien étroitement localisé.

La disjonction européenne s'explique par les glaciations quaternaires. La disjonction africaine peut être d'ordre écologique, en raison de l'extension des aires désertiques ou de l'effet inhibiteur concurrentiel de la végétation tropicale humide très dense des régions des plaines occidentales et centrales. Les aires montagnardes à climat tropical atténué et soustraites à la concurrence de la végétation tropicale des terres basses, ont été conservées.

A propos de cet exemple nous pouvons mettre en évidence d'une façon générale les deux types d'explication des aires de groupes qui appartenant plutôt aux flores tempérées, sont limitées en pays tropical pratiquement à des hautes montagnes, isolées donc dans des régions couvertes de végétations tropicales typiques. Ou bien ce sont des éléments des flores non tropicales actuelles qui profitant des conditions plus fraîches des hautes altitudes ont pu migrer dans la zone tropicale, c'est l'explication la plus courante ; ou bien ce sont des vestiges de flores archaïques tempérées chaudes mais non tropicales, qui après l'invasion ultérieure du pays par la flore tropicale consécutive à une accentuation de la tropicalisation du climat, se sont maintenues « réfugiées » dans des stations montagnardes où aujourd'hui elles ont le caractère de vestiges. Dans le premier cas, il s'agit d'espèces migrantes et envahissantes, dans le

second, de reliques statiques. Il est vraisemblable que les 2 processus se sont produits selon les cas, mais nous croyons que le second a plus que le premier la valeur d'une explication générale.

Dans le cas d'aires localisées, très éloignées les unes des autres, comme par exemple celui de la communauté d'origine de la flore des montagnes du Cameroun et de celles des montagnes de l'Afrique orientale, seul le second type d'explication paraît applicable. Nous ne croyons guère aux sauts de puce d'une montagne à une autre par-dessus des flores de plaine où la vie est impossible à la flore orophile.

D'un point de vue très général nous sommes entraînés à méditer sur l'hypothèse de l'évolution des flores par vagues successives, grandiose dans le temps et l'espace. Au secondaire, après d'autres disparues, la flore des Gymnospermes couvrait toute la surface de la terre, y compris certainement la zone équatoriale. Au crétacé et peut-être plus tôt encore au jurassique, s'introduisent et se développent dans les forêts de Conifères les premières Angiospermes où se dessinent phylétiquement et dans des aires vastes les familles les plus anciennement connues. Elles envahissent et chassent les Conifères qui ne se maintiennent en zone, tropicale que dans des stations écologiques particulières, mais continuent à régner dans les zones tempérées. De nouvelles apparitions et invasions de flores se succèdent dans le cours du crétacé supérieur et du tertiaire, nées dans les zones chaudes zone équatoriale (s. l.), qui éliminent à leur tour la flore des Angiospermes les plus primitives lesquelles se maintiennent toutefois dans les zones tempérées où elles se sont adaptées. C'est ainsi que nous concevons par apparition et expansion à des âges successifs, par vagues, des flores d'Angiospermes, distinctes, mais évidemment dérivées des plus anciennes, chaque nouvelle recouvrant et éliminant plus ou moins complètement celles antérieurement installées. Ces surimpressions de flores se sont produites dans un monde instable, sur des continents mobiles et sous des climats changeants, ce qui a empêché une distribution statique des groupes floristiques, et a donc abouti à la confusion actuelle ou néanmoins nous sommes tentés de retrouver un certain ordre morphologique, géographique et écologique. Comment une flore peut-elle en éliminer une autre ? En l'étouffant sous son exubérance, en la privant de lumière, en empêchant toute régénération sous un couvert trop sombre, en disputant à chaque individu le sol et la lumière. Sans doute aussi, faudrait-il mettre en cause un mystérieux vieillissement des flores, avec ses symptômes vraisemblables : réduction de longévité, de croissance des individus et de leur potentiel de reproduction.

UN PROBLÈME PARTICULIER AFRICAÏN.
LA DISTRIBUTION DES CÆSALPINIÉES (EUCÆSALPINIÉES)

L'étude de la distribution des Cæsalpiniées¹ dans le monde est particulièrement intéressante, parce qu'elle a un aspect écologique et qu'elle concerne surtout une flore sèche. Ce sont pour la plupart des genres d'arbres et d'arbustes, souvent épineux, remarquables par leurs feuilles bipennées et par leurs belles fleurs voyantes, qui habitent le plus souvent des régions arides ou même très arides. Leur propagation est donc arrêtée par les grands massifs de forêt dense humide dans lesquels on trouve très peu d'espèces de Cæsalpiniées, exception faite de quelques espèces de lianes.

Quelques genres ont à l'échelle du monde des aires extraordinairement déchiquetées, disjointes de l'Amérique centrale sèche à l'Afrique du Sud sèche et même à l'Afrique aride du Nord-Est (*Parkinsonia*, *Hoffmanseggia*, *Hæmatoxylon* — celui-ci se trouve encore à Madagascar, *Peltophorum*). Certains ont des aires américaines et asiatiques (*Gleditschia*, *Peltophorum*). Certaines aires américaines sont nettement bitropicales, de part et d'autre de la forêt dense humide amazonienne (*Hoffmanseggia*, *Gleditschia*, *Peltophorum*).

Parkinsonia. Amérique : Mexique, Amérique centrale, U.S.A. — Afrique : 2 aires disjointes, l'une dans les steppes épineuses du S. W. africain (Namaqualand), l'autre dans les steppes du N. Kenya et de l'Abyssinie.

Hoffmanseggia. Amérique : Aires bitropicales : Californie, Arizona aux U.S.A., N.E. du Mexique (Sonora, Basse-Californie) ; et aire sud-américaine, Chili, République Argentine. — Afrique : 4 espèces des régions subdésertiques de l'Ouest de l'Afrique australe.

Hæmatoxylon. Amérique : Amérique centrale, Côte caraïbe, Antilles. — Afrique : S. W. africain ; Madagascar (= *Cymbosepalum*) ; Inde (?).

Gleditschia. Amérique : 2 aires bitropicales ; 3 espèces dans l'Est des U.S.A. ; 1 espèce au Sud de l'Amérique du Sud (Paraguay, Nord de la République argentine, Sud Brésil). — Asie : 1 espèce au sud de la mer Caspienne ; 8 espèces en Chine et N. Vietman.

Peltophorum. Amérique : 2 aires au nord et au sud de l'Hylæa, 1 espèce au Vénézuéla, 1 espèce au Paraguay et au Nord de la République Argentine. — Afrique : 1 espèce d'Afrique australe (Ht Katanga, S. Rhodesia, N. Transvaal). — Asie : Indochine, Indonésie, Australie.

1. AUBREVILLE. — Répartition géographique des Eucæsalpiniées et leur disjonction ouest-africaine — C. R. Soc. Biogéo. (1956).

Gymnocladus. Amérique : 1 espèce de l'Est des U.S.A. — Asie : 1 espèce chinoise. — Ce genre est inclus dans la zone tempérée boréale.

La liaison Amérique du Sud-Afrique du Sud aride par 4 genres est un fait exceptionnel, qui s'interprète aisément dans l'hypothèse du monococontinent wégenérien (fig. 4).

Les 2 centres de densité générique sont l'Amérique tropicale, et Madagascar-Afrique orientale. On compte 13 genres en Amérique, le genre *Cæsalpinia* avec une centaine d'espèces de régions sèches étant compris *sensu lato*. Ce genre est divisé parfois entre plusieurs autres (*Brasilellia*, *Guilandina*, *Libidibia*, *Tara*). La distribution des *Cæsalpinia* en Afrique est curieuse : une seule espèce de grande liane épineuse, de l'Afrique occidentale à l'Afrique orientale, *C. Welwitschiana*, mais en Afrique orientale de la Somalie au Tanganika sont signalées plusieurs espèces (6-10). Madagascar est un important centre avec 6 genres (*Tetrapterocarpus*, *Bussea*, *Delonix*, *Colvillea*, *Cæsalpinia*, *Hæmatoxylon*) ; s'y ajoutent en Afrique orientale et australe : *Cordeauxia*, *Peltophorum*, *Parkinsonia*, *Stuhlmannia*.

Dans l'Asie tropicale du Sud-Est et en Malaisie, on retrouve les *Peltophorum* et *Cæsalpinia* auxquels s'ajoutent plusieurs genres de lianes, *Wagelea* et *Acrocarpus*, monospécifiques, *Mezoneuron* et *Pterolobium*. Ces 2 derniers comprenant de nombreuses espèces asiatiques, malaises, océaniques, ne détachent respectivement que 2 espèces jusqu'en Afrique occidentale et 1 espèce jusqu'au Katanga et en Rhodésie du Sud.

La disjonction de l'Afrique occidentale sans être totale est remarquable, puisque sa flore outre 2 espèces de lianes, l'une représentant un genre cosmopolite (*Cæsalpinia*) et un genre indo-pacifique (*Mezoneuron*), ne compte qu'une (-2) espèces arborescentes de *Bussea*, genre probablement originaire d'Afrique orientale. La plupart des *Cæsalpiniées* présentes en Afrique traversent le continent en contournant l'Afrique occidentale et centrale par le Sud et par l'Est.

Pourquoi la tribu très ancienne et pantropicale des *Cæsalpiniées* n'a-t-elle pas accès à l'Afrique occidentale et centrale sauf par quelques lianes, d'introduction peut-être relativement récente ?

La cause est probablement d'ordre écologique. Ces *Cæsalpiniées* sont des espèces de régions arides ou semi-arides, sauf rares exceptions¹. Il est possible que leur développement ou leur maintien en Afrique occidentale et centrale ait été rendu impossible par la forêt dense humide dont la position a varié — comme nous en avons émis l'hypothèse — au tertiaire entre l'Afrique du Nord et l'équateur actuel.

Seules des espèces de grandes lianes héliophiles en perçant la voûte des arbres de la forêt dense humide, peuvent subsister dans cette forêt.

En Amérique on signale en Amazonie, donc en pays très humide, le genre *Jacqueshuberia*, mais il semble qu'il ne fréquente que des for-

1. En Afrique occidentale, *Bussea occidentalis*; en Amérique du Sud, *Schizolobium* spp.

mations végétales très spéciales et localisées, campinas herbeux et pseudo-catinga du Rio Negro, et non pas la grande sylve amazonienne.

Il reste encore à expliquer en Amérique les cas de ces genres à aires bitropicales séparées précisément par la forêt amazonienne. L'explication peut être simplement d'ordre écologique. En effet rappelons qu'il s'agit d'espèces héliophiles, adaptées à des stations arides. Or les côtes de l'Amérique du Sud, tant sur le littoral pacifique que sur le littoral atlantique, comportent des secteurs secs, qui probablement ne furent pas ni toujours ni totalement discontinus. C'est par ces voies de bords de mer que des migrations ont pu s'effectuer. Dans d'autres cas les chaînes andines ont aussi permis des migrations d'espèces et des franchissements de l'équateur.

D'assez nombreuses espèces américaines ont des aires bitropicales, séparées par l'Hylæa amazonienne. Citons : Papilionées ; *Aleleia*, *Centrolobium* ; Zygophyllacées ; *Larrea*, *Bulnesia* ; Rhamnacées ; *Condalia* ; Capparidacées : *Alamisquea* ; Rutacées ; *Zanthoxylum*, etc...

THÉORIES SUR L'ORIGINE AUSTRALE GÉNÉRALE DES ANGIOSPERMES

Citons en passant sans nous y arrêter les conceptions d'une origine bipolaire. Si en effet, comme on l'écrit quelquefois, au secondaire le climat de toute la Terre était chaud, le climat équatorial aurait été hyperthermique et ainsi peu favorable à la naissance des Angiospermes tandis qu'au contraire cette flore aurait pu prendre naissance et se développer à des latitudes subpolaires Nord et Sud. Cela fournirait la base de l'explication d'une certaine asymétrie des flores dans les deux hémisphères nord et sud. L'hypothèse de base d'un climat chaud régnant sur toute la Terre, avec une zone équatoriale azoïque, est par ailleurs peu vraisemblable. Des glaciations se sont produites une ou deux fois au paléozoïque ce qui indique une Terre sujette à d'importantes variations climatiques.

D'autres phytogéographes admettent une origine australe générale des Angiospermes. La théorie de WEGENER est à la base de l'hypothèse de DU TOIT¹. Celle-la est croyons-nous inévitable. La flore à *Glossopteris* avait occupé l'inlandsis permo-carbonifère qui s'était étendu autour du pôle Sud sur une partie du continent de Gondwana dans l'hémisphère austral, lequel était constitué d'un assemblage de toutes les terres australes actuelles et au surplus de l'Inde et de la Malaisie. Ce Gondwana était séparé par la Téthys du continent boréal de la Laurasia. Les forêts de *Glossopteris* auraient été le berceau des Renonculacées considérées comme la famille la plus ancienne de la flore herbacée et aussi des Magnoliacées, ancêtres de la flore ligneuse. Ces flores australes tempérées primi-

1. A. L. DU TOIT. — Our Wandering Continents (1937).
BOUGHEY. — The origin of the African Flora (1957).

tives évoluèrent et dans une vaste transgression mésogéenne en éventail à partir du continent gondwanien s'installèrent sur toutes les terres, jusqu'au delà de la Téthys. Au mésozoïque se diversifiaient les différentes flores en même temps qu'à partir du crétacé inférieur le continent de Gondwana se fragmentait et commençait à se disperser. Sous les latitudes équatoriales, durant un réchauffement au jurassique la flore tropicale, la « Malayan Flora », se serait différenciée des flores tempérées nord et

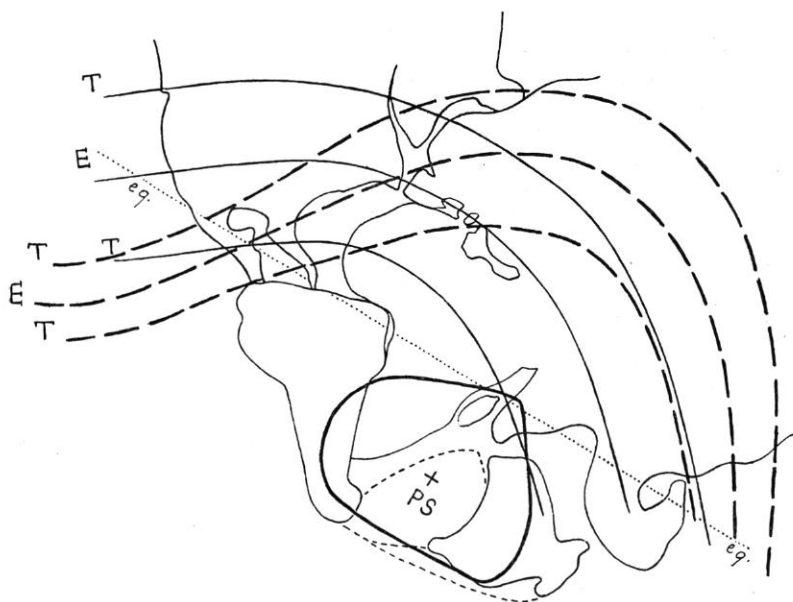


Fig. 5. — Position hypothétique de l'inlandsis permo-carbonifère (d'après BOUGHEY) et du pôle sud P. S. Tropiques T' et Équateur E' correspondants à cette position du pôle sud en lignes de traits.

sud. Telle est, très sommairement exposée, la gènesé supposée des Angiospermes archaïques, nées dans les terres australes, après la glaciation permo-carbonifère.

CROIZAT¹ a affirmé lui aussi l'origine australe des Angiospermes. D'après lui elles sont apparues dans le monde préjurassique, à partir de certains centres géographiques, d'où elles ont migré et évolué dans le monde suivant des voies issues de 5 portes principales (Gates). Il a précisé : à l'extrémité sud de l'Amérique du Sud, la « Magellian Gate » ; au sud de l'Afrique, les plus importantes, l'« Afroantartic Triangle » (Natal, I. Kerguelen, Tristan da Cunha), et le « Gondwanic Triangle » (Madagascar, Mascareignes, Seychelles) ; et les centres océaniques, « Neoca-

1. CROIZAT. — Panbiogeography I, IIa, IIb (1958) ; Principia botanica Ia, Ib (1960).

ledonian Center » et « Macquarian Center ». D'autres centres secondaires d'évolution se sont formés ensuite dans l'ancien et le nouveau monde. Un des mérites majeurs — selon nous — de la géniale conception initiale de CROIZAT est d'avoir conçu l'origine polytopique des Angiospermes archaïques et modernes. Il a admis aussi l'existence du continent du Gondwana qui occupait l'actuel océan indien continent, sans lequel la dispersion actuelle des végétaux est inconcevable.

L'Afrique est ainsi souvent considérée comme ayant été un centre d'évolution principal des végétaux archaïques sans doute parce qu'elle fut toujours un continent massif constitué de larges socles précambriens, et que depuis le mésozoïque elle n'a pas changé beaucoup de forme, sauf à son extrémité septentrionale et quelques golfes sur les bords. Au début du tertiaire au contraire l'Europe et l'Asie étaient en partie sous les mers, ce qui d'ailleurs n'est pas absolument incompatible avec les conditions d'un centre d'évolution, lesquelles et sans doute devaient être principalement bioclimatiques et croyons-nous en relation avec la position de l'équateur.

Il nous paraît par ailleurs difficile d'admettre à la fois la réalité d'une glaciation permo-carbonifère australe puissante et celle d'un centre d'origine des Angiospermes archaïques colonisant les abords ou même l'emplacement de l'inlandsis austral après son réchauffement. Les flores antarctiques, froides, tempérées, auraient eu des berceaux austraux, et de là se seraient étalées en éventail vers le nord. La Terre aurait donc été au secondaire soumise toute entière à des climats froids et tempérés ce qui aurait permis à la flore australe tempérée d'envahir les deux hémisphères. La flore tropicale apparue plus tard aurait alors séparé les flores tempérées septentrionale et australe. L'avantage de cette conception est d'expliquer l'origine de ces aires disjointes de genres « tempérés », couvrant les hautes montagnes dans la zone tropicale, c'est-à-dire d'une flore orophile de souche tempérée isolée en pays tropicaux.

Nos préférences — mais il ne s'agit bien sûr que de vues de l'esprit, dans toutes les hypothèses — vont à une origine là où les conditions semblent les plus favorables à la vie, c'est-à-dire à des zones sous des régimes chauds et marins. A l'éocène inférieur nous pouvons, d'après ce que nous savons alors certainement des climats, placer ces zones favorables au développement biologique et phylétique à hauteur de l'Europe, des États-Unis, de l'Égypte et de l'Indo-Malaisie, toutes régions situées alors dans une bande tropicale, compte tenu des déformations des terres consécutives au démembrement du mono-continent wégénérien.

Et cependant il semble bien que l'opinion de CROIZAT soit partiellement vraie et qu'une partie de la flore australe des Angiospermes soit d'origine australe. Pour en comprendre la possibilité il faut admettre la conception wégénérienne à la fois du mono-continent initial et de la dérive continentale. Nous donnerons des arguments au chapitre suivant à propos des *Nothofagus* et Protéacées.

ORIGINE TROPICALE DES FLORES LIGNEUSES TEMPÉRÉES

Notre explication de ces intrusions orophiles de flores « pseudo-tempérées » en pays tropicaux ressort d'un principe totalement différent : celui des extensions de la flore tropicale dans des zones subtropicales ou pseudotempérées, consécutives à des variations climatiques et, simultanément de reculs des flores tropicales laissant des séquelles en zones devenues vraiment tempérées, les unes et les autres isolant des aires et des espèces adaptées prenant le caractère de reliques.

Développant notre hypothèse fondamentale nous pouvons même penser que les premières Angiospermes furent des types de flores chaudes, dont certains éléments s'adaptèrent à des conditions plus froides au hasard des déplacements continentaux, ceux-ci entraînant des changements climatiques, et qu'elles furent donc en dernière analyse à l'origine des flores tempérées puis froides. Il existe des reliques de ces flores anciennes chaudes vivant actuellement en pays tropical que l'on range du point de vue taxonomique dans les flores tempérées. Ce sont précisément certains éléments des flores orophiles tropicales constituées en partie de genres familiers aux botanistes de pensée européenne, genres qu'ils considèrent d'habitude comme typiques de la flore tempérée. En réalité rappelons que ces espèces sont biologiquement soumises à des rythmes climatiques tropicaux et ne sont donc pas des éléments d'une flore véritablement tempérée. Nous pensons à l'exemple le plus remarquable des chênes tropicaux, *Quercus* vrais du Mexique, de l'Amérique centrale et de l'Indo-Malaisie, des noyers andins, *Juglans* vrais, et mieux encore aux Fagales reconnues comme tropicales, des genres *Pasania*, *Cyclobalanopsis*, *Castanopsis*, aux *Nothofagus* de Nouvelle-Guinée et de Nouvelle-Calédonie, hêtres austraux de haute montagne, mais aussi occasionnellement se trouvant à basse altitude, aux nombreux *Prunus* indo-malais et africains (*Pygeum*) tropicaux et subtropicaux, auxquels correspondent en Europe 2 espèces, *P. lusitanica* (Macaronésie, Portugal) et *P. laurocerasus* (Eurasie) ; aux *Cellis* tropicaux, etc... toutes espèces qui constituaient les éléments d'une flore archaïque tropicale envahie et plus ou moins chassée ultérieurement par une autre flore tropicale plus thermophile, mais qui s'accrochèrent aux montagnes. Les Fagales de la flore tempérée actuelle seraient en particulier dans cette hypothèse vraisemblablement dérivées de types de Fagales tropicales. Nous nous éloignons donc beaucoup des habituelles façons de penser en matière d'origine des Angiospermes.

Peut-être faut-il trouver dans cette hypothèse l'explication de ces mélanges d'espèces feuillues proches des espèces tempérées actuelles avec de nombreuses espèces normalement tropicales, mélanges dont les paléontologistes auraient constaté l'existence en Europe à l'ère tertiaire. Les premières se seraient ensuite adaptées au climat plus froid du miocène, tandis que les secondes auraient disparu, par défaut d'adaptation, déjà au pliocène, avant même les glaciations quaternaires.

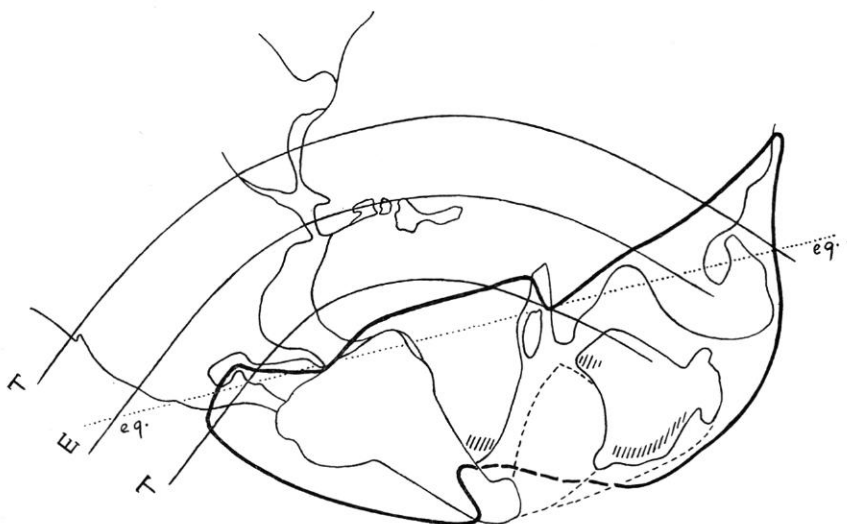


Fig. 6. — Aire actuelle des Protéacées. Les zones de forte densité générique sont hachurées. Origine australe dans la partie australienne de la zone tropicale tertiaire.

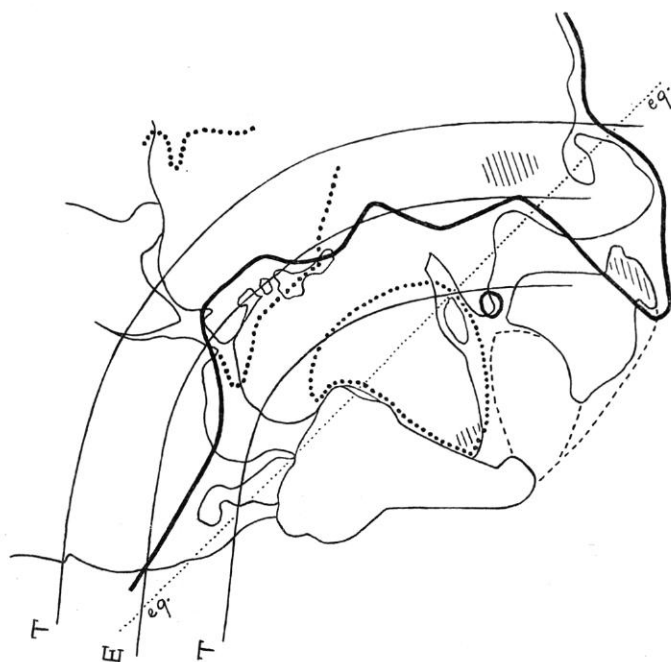


Fig. 7. — Aires actuelles des Éricoïdées et limite sud du genre *Rhododendron*. Les zones de forte densité spécifique sont hachurées. Le genre *Rhododendron* a probablement son origine dans l'Est de la bande tropicale tertiaire (Chine et Nouvelle-Guinée). Les Éricoïdées ont une origine probable dans la bande tropicale tertiaire européenne et se sont répandues dans toute l'Afrique, proliférant dans la région du Cap.

Les *Nothofagus* et les Protéacées, caractéristiques de la flore australe actuelle, ont eu une origine à la fois australe et tropicale comme le montrent les figures 6 et 8. Leur berceau se situe dans la partie Est de la zone tropicale tertiaire, qui comprenait le continent australien et son prolongement la Nouvelle-Guinée. Ces groupes se sont propagés dans les terres adjacentes jusqu'au sud de l'Amérique du Sud.

A l'opposé il y eut parfois en sens opposé invasion des terres australes par des groupes taxonomiques originaires du nord, à partir de l'ancienne zone tropicale tertiaire. Ce serait le cas des Ericoïdées et tout particulièrement d'une espèce relique en Europe, *Erica arborea* (fig. 7).

BRÈVE HISTOIRE HYPOTHÉTIQUE DES FLORES TERTIAIRES DE L'AFRIQUE

Il est possible maintenant de tenter une brève synthèse de l'histoire des flores tertiaires de l'Afrique. Nous choisirons un moment initial, il y a 60-80 millions d'années, correspondant à notre croquis du continent wégénérien et à la position de l'équateur à la fin du crétacé dans notre

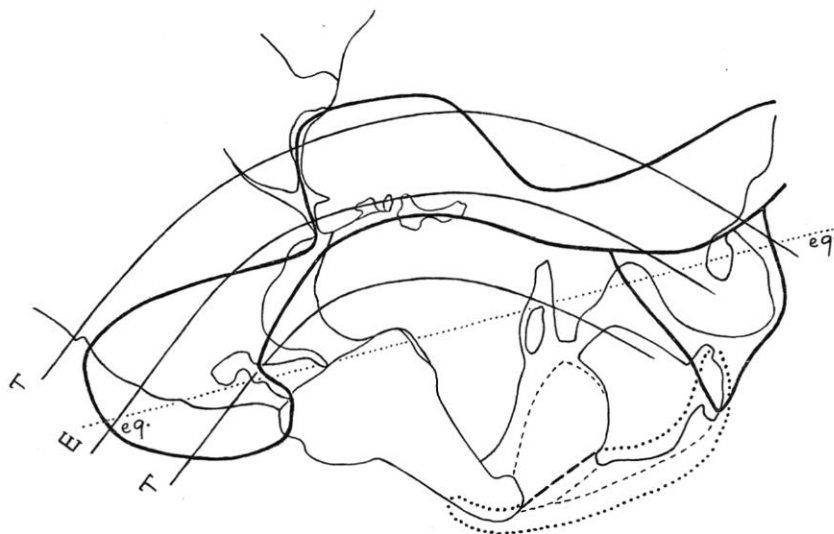


Fig. 8. — Aires des *Nothofagus* et *Quercus* (+ *Pasania*) projetées sur le schéma cartographique tertiaire. L'aire australe des *Nothofagus* couvre la Nouvelle-Guinée, la côte sud de l'Australie, la Nouvelle-Calédonie, la Nouvelle-Zélande et une partie du Chili. Le berceau de l'aire se place vraisemblablement dans la Nouvelle-Guinée actuellement équatoriale, où les 16 espèces de *Nothofagus* sont isolées dans les montagnes, prisonnières, de la forêt dense équatoriale humide.

actuel hémisphère nord. La végétation équatoriale se situe alors, en Afrique, à la hauteur de la Méditerranée sur quelques degrés de latitude de part et d'autre de l'équateur. Cette bande équatoriale a un tracé sensi-

blement mésogéen. Elle se continue à l'Est au travers du continent asiatique jusqu'en Malaisie. A l'Ouest elle est coupée de la végétation équatoriale américaine par un couloir marin relativement étroit qui débouche sur un océan atlantique très réduit. Dans l'ensemble la bande équatoriale est presque entièrement continentale et les familles qui l'occupent peuvent librement évoluer, chacune dans un certain champ de longitude. Les brassages de flores sont, en principe, physiquement possibles de l'Ouest à l'Est. Les proto-Fagales, proto-Hamamélidacées, etc..., c'est-à-dire toutes les familles les plus archaïques qui ont donné naissance à l'actuelle

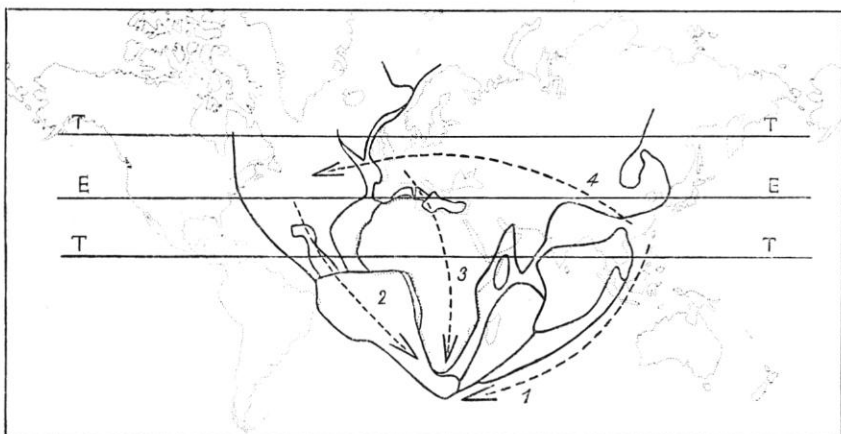


Fig. 9. — Croquis du continent type wégenérien conforme aux figures précédentes, mais établi d'après un système de méridiens passant par la ligne hypothétique des pôles du crétacé supérieur. Les flèches indiquent la direction générale des migrations hypothétiques de quelques familles, à partir de la zone intertropicale. Flore australe : 1, Protéacées, Nothofagus, Leptospermoidées; Flore américaine : 2, Myrtoïdées; Flore africano-européenne : 3, Ericoidées, Flore boréale : 4, Rhododendroïdées.

flore tempérée de l'hémisphère nord, se trouvent plus ou moins encore mélangées aux familles archaïques qui constituent le tronc de l'actuelle flore tropicale. Ces flores ont par ailleurs au crétacé largement migré et évolué dans les zones intertropicales et au-delà, en s'adaptant aux conditions extratropicales qui sont celles de flores tempérées chaudes. La composition de la flore tropicale varie de l'Ouest à l'Est, préfigurant déjà les variations de composition que nous observons aujourd'hui entre les flores continentales. A l'Ouest, par exemple, nous trouverons les proto-Myrtoïdées, appelées à migrer vers le sud dans toute l'Amérique du Sud. A l'Est, ce seront les proto-Leptospermoidées qui depuis l'Australo-Mélanésie envahiront par le Sud les terres australes. Entre ces 2 groupes extrêmes l'Afrique échappera à peu près à une occupation par les Myrtacées, à l'exception du genre *Myrtus*.

C'est l'origine d'une disjonction africaine (à l'exception du genre pantropical *Eugenia*). Les Cæsalpinoïdées prédominent à l'Ouest et au Centre, c'est-à-dire en Amérique et en Afrique et les Diptérocarpacées

à l'Est, en Malaisie. Les premières seront appelées à occuper l'Amérique du Sud et l'Afrique. Les secondes ne quitteront guère l'Indo-Malaisie, poussant une pointe jusqu'en Nouvelle-Guinée. Les proto-protéacées prolifèrent à l'extrême Est avec les proto-Fagales.

En résumé, dans notre hypothèse, les archétypes de toutes les familles primitives naîtraient de troncs répandus tout au long d'une bande inter-tropicale crétacée puis tertiaire, ce qui explique avec la coalescence des continents et la position géographique de cette bande comment des familles originaires de la même bande équatoriale ont pu les unes constituer ultérieurement les éléments de la flore boréale et les autres ceux de la flore australe. Les centres d'origine des familles se situent donc à l'époque que nous avons choisie pour notre exposé dans une zone équatoriale qui joignait l'Amérique du Nord (U.S.A.), les Antilles et l'Amérique centrale, à l'Ouest, à la Malaisie, à l'Est, en passant par l'Europe et l'Inde. Les migrations hors de cette zone se sont faites vers le Nord et vers le Sud. Mais celles dirigées vers le Nord eurent un développement limité en raison du refroidissement consécutif au déplacement de l'équateur vers le Sud. Celles en direction du Sud furent plus favorisées puisqu'elles se produisirent dans le temps d'une phase « descendante » de l'équateur.

Au Sud de l'équateur tertiaire, dans toute la bande tropicale, les conditions climatiques sont plus ou moins favorables au développement d'une flore intertropicale et d'une flore extratropicale dérivées de souches équatoriales. A l'extrême Ouest, dans tous les secteurs bordant l'Océan atlantique, comme aujourd'hui sur toutes les façades continentales orientales, les climats humides favorisent la végétation des forêts denses ; par conséquent le long des côtes des actuels U.S.A., en Amérique centrale et aux Antilles, la flore de type équatorial peut s'installer aisément, jusqu'au-delà même du tropique du Capricorne (aujourd'hui de même les flores tropicales humides de l'hémisphère sud atteignent les 27^o lat. sud).

A l'extrémité Est, la flore intertropicale trouve également des conditions biologiques très favorables. Toute l'Indo-Malaisie est ainsi le domaine incontesté de la « Malayan Flora ».

C'est au centre du grand continent, c'est-à-dire en Afrique saharienne que les conditions climatiques sont mauvaises, au moins aussi dures pour la végétation qu'aujourd'hui et pour les mêmes causes qu'à présent. On peut supposer que de part et d'autre du Tropique s'étendent des régions désertiques ou très arides, qui entraveront ultérieurement les migrations de flores vers le Sud. Elles seront une des causes de l'appauvrissement des flores africaines par rapport aux flores américaines et indo-malaises qui, elles, trouvent toujours des milieux propices à leur dynamisme.

Au-delà du Tropique du Capricorne, sur une profondeur latitudinale de l'ordre de celle des actuelles régions subtropicales et tempérées chaudes, une flore originaire également de la bande équatoriale, a trouvé un champ de vaste expansion en Amérique du Sud, en Afrique centrale et en Australie. Elle est riche, surtout à l'Ouest et à l'Est, en Lauracées. L'Afrique est

plus pauvre pour les raisons tenant au filtrage saharien. On y trouve cependant des Hamamélidacées, Ternstrémiacées, Lauracées, Monimiacées, Styracacées, Ericoïdées, Prunioidées (ancêtres des *Pygeum* et *Hagenia*), Canellacées, Alangiacees, Caricacées, Cornacées, Bambusées, Oliniacées, Oléacées, Myrsinacées, Pittosporacées, Composées, Vaccinioidées, Scrophulariacées, Campanulacées, Araliacées, Légumineuses, etc... en mélange avec des Conifères, *Podocarpus*, *Juniperus*, qui ont persisté de nos jours.

Toute cette flore constitue, en mélange avec des éléments dérivés de la flore équatoriale proprement dite, le fond de formations humides ou semi-humides de type fermé. Lorsque le milieu est plus sec une autre flore s'est installée dans toute l'Afrique, constituée de nombreux éléments pantropicaux des flores sèches actuelles, Mimosées, Cassiées, Bauhiniées, Cæsalpiniées, Combrétacées, etc... Les contacts avec les formations homologues de l'Amérique du Sud ont été faciles, en raison de la sub-coalescence des continents. Cette facilité explique le passage de plusieurs genres de Cæsalpiniées d'Amérique en Afrique australe (p. 236).

Dans l'extrême Sud, une autre flore australe s'est étendue, originaire de l'Australo-Mélanésie, propagée jusqu'à la pointe de l'Amérique du Sud, et parfois en Afrique du Sud. C'est le processus de l'expansion des Pro téacées, *Nothofagus*, et de certains autres éléments de la flore du Cap.

En dépit de l'existence d'un Sahara tertiaire, les communications n'étaient pas complètement coupées entre la flore équatoriale sub-mésogéenne et l'Afrique centrale subtropicale et tempérée chaude. A l'Ouest comme à l'Est, la zone tropicale était soumise à des climats plus humides permettant à des formations végétales de subsister. A l'Ouest des liaisons avec l'Amérique du Sud étaient faciles. Mais surtout les possibilités de franchissement des zones arides s'accrurent avec les conséquences du mouvement descendant de l'équateur. En franchissant le Sahara au cours du tertiaire, celui-ci devint humide, d'autant plus qu'une puissante mousson soufflant de l'Océan atlantique, apportait des quantités considérables d'humidité et de pluies. C'est ainsi que des éléments spécifiquement malais ont pu migrer jusqu'en Afrique occidentale, très loin de leur souche ancestrale (p. 215). L'exubérante flore équatoriale put donc depuis la Mésogée atteindre l'Afrique centrale, tant à l'Ouest qu'à l'Est. En même temps elle continuait d'évoluer. Nous avons ailleurs¹ pensé établir par exemple que la flore humide actuelle des Cæsalpinoidées africaines était formée de 2 flores, l'une plus ancienne composée d'éléments d'une flore sèche ancienne et l'autre, en voie d'expansion, faite surtout d'Amherstiées. A une certaine période la flore équatoriale récente fut en compétition avec la flore subtropicale plus anciennement installée de l'Afrique centrale. La première submergea la seconde, qui ne se maintint que dans des montagnes. Les flores tempérées de l'Afrique centrale étaient entraînées aussi dans ce déplacement général vers le Sud, et leurs éléments finissaient par atteindre l'extrémité méridionale de l'Afrique où elles

1. AUBREVILLE. — Les Cæsalpinioidées dans la flore camerouno-gabonaise. *Adansonia*, ser. 2, 8 (2) 1968.

se mélangeaient avec d'autres éléments austraux originaires d'une flore archaïque australo-papoue venus anciennement du Sud, avant la dislocation complète du continent wénégérien. C'est l'origine des aires reliques de toutes ces familles que nous avons citées plus haut, aires qui sont isolées aujourd'hui, surtout sur les chaînes des montagnes de l'Afrique orientale, et qui constituent les éléments originaux d'une flore afromontagnarde étendue depuis l'Éthiopie jusqu'au Cap.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES PODOSTÉMACÉES DE GUYANE

par R. SCHNELL

Professeur — Laboratoire de Botanique tropicale
Cité du Cardinal-Lemoine, PARIS-V^e.

RÉSUMÉ : Liste de Podostémacées récoltées en Guyane. Remarques sur les caractères différentiels des taxons, et sur la variabilité morphologique des espèces. Remarques sur l'écologie et la biogéographie.

SUMMARY : List of *Podostemaceæ* collected in Guyana. Remarks on the differential characters of the species and on the intraspecific variability. Ecological and biogeographical remarks.

INTRODUCTION

Les Podostémacées¹ de Guyane ont fait, depuis le XVIII^e siècle, l'objet de nombreuses récoltes. Parmi les collecteurs peuvent être mentionnés : AUBLET, LEPRIEUR, PERROTTET, RICHARD, POITEAU, SCHOMBURGK, VON LUTZELBURG, JENMANN, VERSTEEG, ROMBOUTS, WENT, N. BECCARI, LANJOUW, B. MAGUIRE, A. M. W. MENNEGA, P. A. FLORSCHÜTZ, P. J. MAAS, F. HALLÉ, etc...

Depuis la description du genre *Mourera* par AUBLET, en 1775, plusieurs travaux d'ensemble ont tenté une synthèse sur les Podostémacées de Guyane. Citons l'Énumération de PULLE (1906), et la Flore de Guyane Française de LEMÉE, où 19 espèces sont mentionnées pour l'ensemble des Guyanes. La révision des Podostémacées américaines par P. VAN ROYEN (1948, 1950, 1951, 1953, 1954) constitue une œuvre magistrale, profondément précieuse pour la compréhension et l'étude de ce groupe complexe. Ce remarquable travail nous a puissamment aidé dans la mise au point du présent article.

1. Comme le signale SPRAGUE (*Kew Bull.*, 1933, p. 46), le terme de Podostémacées est plus conforme aux règles de la nomenclature que celui de Podostémonacées, couramment utilisé pour cette famille. A l'origine, la famille avait été décrite par RICHARD sous le nom de *Podostemeæ*; le nom *Podostemaceæ* a été créé par LINDLÉY en 1836, et celui de *Podostemonaceæ* paraît l'avoir été par ENGLER en 1897, à partir du mot *Podostemoneæ* employé par REICHENBACH (1828).

Sur l'initiative du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, plusieurs missions ont, depuis 1960, été effectuées en Guyane française. Des Podostémacées ont été récoltées en 1961 par nous-même (fleuve Maroni, rivières Tampoc, grand et petit Ouaiqui, Itany, Marouini) et en 1962 par F. HALLÉ (rivière Mana).

J'exprime ma gratitude à M. le Pr A. AUBREVILLE, pour les facilités que j'ai, comme toujours, trouvées en son laboratoire, au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. J'adresse tous mes remerciements à M. le Pr J. LANJOUW, Directeur du Muséum Botanique d'Utrecht, pour la très sympathique hospitalité qui m'a été accordée dans son laboratoire, où il m'a été possible de consulter les très riches collections des Podostémacées, conservées en herbier et en alcool. Je remercie très vivement Mlle A. M. W. MENNEGA, Conservatrice de l'herbier d'Utrecht, qui m'a très aimablement facilité ma tâche, — ainsi que MM. P. A. FLORSCHÜTZ et P. J. MAAS, qui ont bien voulu me permettre d'examiner leurs récentes récoltes. Je veux, enfin, dire mon amicale gratitude à M. F. HALLÉ, qui a eu l'amabilité de me confier ses récoltes, — dont il est fait mention dans le présent travail.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

L'histoire de la connaissance taxinomique des Podostémacées semble pouvoir être divisée en deux phases bien distinctes. Au cours de la première se situent des prospections, qui aboutissent à la description de genres et d'espèces. Celles-ci étant encore peu nombreuses, et souvent, pour des raisons pratiques, connues d'une seule station, il était, à ce stade, difficile de mettre en vedette les caractères différentiels des espèces et des genres. Les diagnoses établies au cours de cette période, notamment par TULASNE (1849, 1852), restent cependant la base de la taxinomie de la famille.

Par la suite, les récoltes se sont amplifiées, le matériel d'étude est devenu plus abondant. Certains critères anciens se sont trouvés discutables ; c'est ainsi que les genres *Ligea* POIT. ex Tul. et *Ænone* Tul., déjà réunis par TULASNE en 1852, ont été mis en synonymie par VAN ROYEN avec *Apinagia* Tul., — le critère des étamines en cercle complet ou plus ou moins latérales ne pouvant servir à leur distinction.

Plusieurs faits dominent la taxinomie des Podostémacées et impliquent à la fois des méthodes de travail différentes de celles de la systématique classique, et le caractère forcément provisoire de certaines conclusions :

1. La variabilité de la structure florale au sein d'un genre ou même d'une espèce : c'est ainsi que chez *Apinagia Richardiana* le nombre des étamines varie de 2 à 10 ; pour beaucoup d'espèces le nombre d'étamines ne peut être indiqué qu'approximativement, et la marge de variation peut chevaucher celle d'espèces affines.

2. La variabilité de l'appareil végétatif au sein d'une même espèce : on rattache à *A. Richardiana*, par exemple, des formes à tige plus ou moins

développée, parfois condensée de façon à donner un aspect presque thal-
loïde.

3. Le petit nombre de spécimens utilisables pour le travail taxino-
mique : bon nombre d'espèces sont signalées comme n'ayant été récol-
tées qu'une seule fois ; il est difficile, dans ces conditions, d'avoir, pour
de telles espèces, une idée précise de leur marge de variation morpholo-
gique, — en fonction des conditions de milieu notamment ; il est possible
que des révisions futures, basées sur un plus grand nombre d'échantillons,
amènent à mettre en synonymie des espèces actuellement reconnues,
mais entre lesquelles des récoltes ultérieures plus nombreuses permet-
tront peut-être de constater une variation continue d'origine mésologique.
L'idée classique suivant laquelle un endémisme très localisé est très
fréquent chez les Podostémacées aura, de ce fait, sans doute à subir des
amendements.

C'est dire tout l'intérêt que présentent, pour l'étude de cette famille,
des récoltes aussi nombreuses que possible, accompagnées d'observations
sur les conditions écologiques et les particularités individuelles (taille,
morphologie, stade du développement) des spécimens récoltés.

Les aires indiquées dans le présent travail sont basées sur les spéci-
mens connus : les récoltes étant souvent peu nombreuses, ces aires ne
peuvent être mentionnées de façon exhaustive. Les spécimens mentionnés
sont ou seront déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

LISTE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES

TRISTICHA Du Petit-Thouars

T. trifaria (Bory et Willd.) Sprengel

— *T. hypnoides* (St. Hil.) Sprengel¹.

12 244 : îlot granitique sur le Marouini (fl., fr., sept.)² : hors des
rapides, sur dalles rocheuses subhorizontales, en peuplement dense. Lors
de la récolte, ces dalles étaient recouvertes d'environ 1-2 cm d'eau, et
les fleurs étaient affleurantes à l'air libre. Pédoncules roses chez la plante
vivante. — *F. Hallé* 629 : stérile, Gros Saut, sur la Mana (août). *F. Hallé*
743 : en fleurs, Saut Ananas, sur la Mana (août).

Aire : Amérique (du Mexique à l'Argentine), Afrique, Madagascar,
Inde.

1. Dans cette liste, qui ne prétend pas être une révision, seules sont indiquées
les synonymies les plus importantes.

2. Les numéros indiqués sans autre spécification sont ceux de nos propres récoltes.
Nous avons publié (1965, p. 314) une carte mentionnant les principaux cours d'eau,
sauts et localités.

MOURERA Aubl.

M. fluviatilis Aubl.

11 394: sur le Maroni, entre Hermina Dorp et Loca Loca (fl. août).

Très abondant dans tous les rapides du Maroni et de ses affluents, où il forme des peuplements denses sur les rochers. En floraison partout en août-début septembre. Les grandes inflorescences spiciformes roses se dressent au-dessus de l'eau, alors que les feuilles sont encore immergées. Quand l'émersion est totale, la plante, fructifiée, se dessèche rapidement.

Aire : Nord du Brésil, Guyane, Vénézuéla.

Vern. : mourerou (Galibi, *fide* AUBLET), sapi-sapi (créole de Guyane).

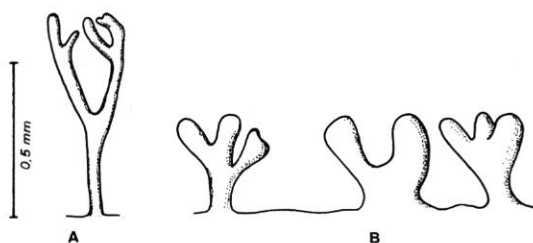


Fig. 1. — Indumentum papilleux de la face supérieure du limbe de *Mourera fluviatilis* : A, Schnell 11394; B, Schnell 12105.

Les inflorescences, dressées au centre d'un cercle de grandes feuilles, ont un géotropisme négatif. Inclinaées expérimentalement, elles se redressent en quelques heures par une courbure géotropique. La face supérieure du limbe présente de fortes épines charnues, déjà signalées par AUBLET (qui les mentionnait erronément sur la face inférieure), et situées à l'aiselle des nervures (localisation qui évoque celle des « acarodomaties » de plantes de nombreuses familles et permettrait peut-être d'imaginer une interprétation morphologique de ces formations controversées, si, toutefois, la feuille des *Mourera* est homologue des feuilles des autres Dicotylédones). Ces « épines », qui portent elles-mêmes de petits appendices non vascularisés à aspect de microphylls, ont une structure homologue de celle des nervures du limbe : parenchyme général renfermant de petites « stèles » (dépourvues toutefois de trachéides) ; on peut donc considérer ces « épines » comme des éléments de la feuille, qui aurait ainsi une ramification tridimensionnelle, — la palmure n'affectant toutefois pas les ramifications développées dans la 3^e dimension.

La très grande variabilité de *Mourera fluviatilis* a été signalée. La longueur de sa feuille peut varier de 8 cm à 2 mètres (*fide* VAN ROYEN, 1953, p. 11). WENT (1926, pl. phot. I, 3) a figuré une feuille longue d'environ 1,50 m.

La forme de la feuille est, elle aussi, très variable, tantôt très laciniée,

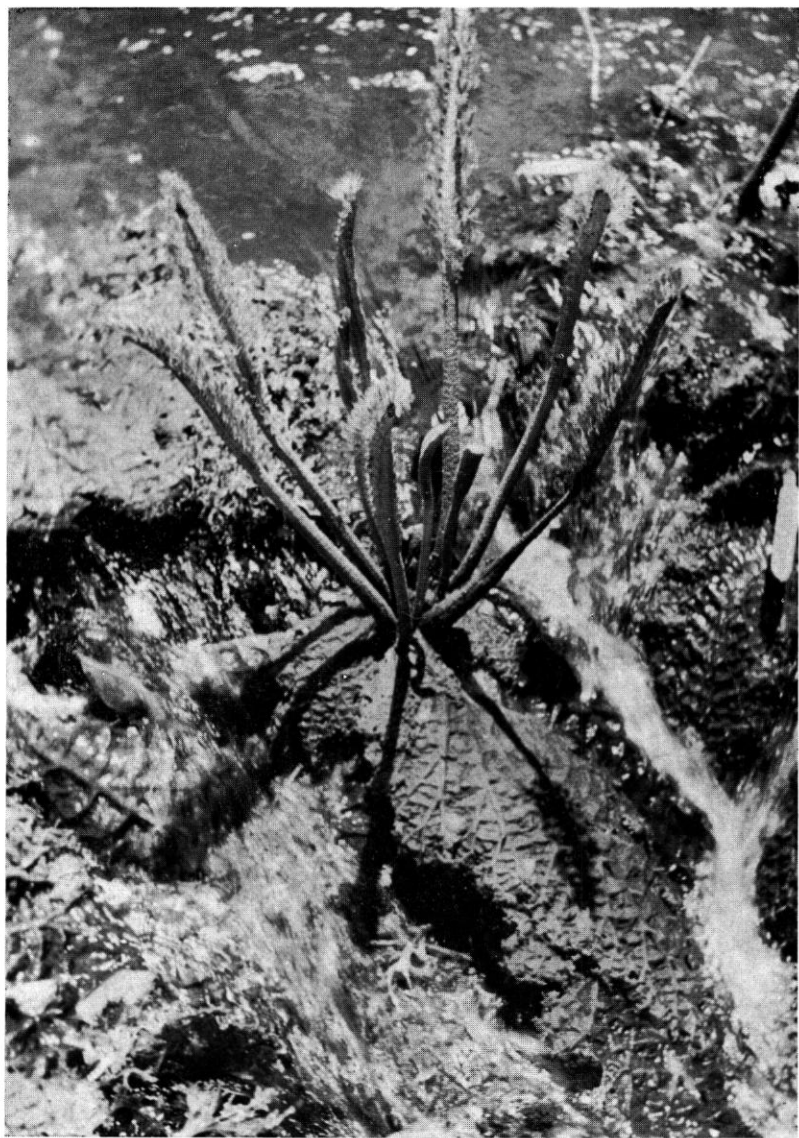


Fig. 2. — *Mourera fluviatilis* dans un haut de rivière de Guyane. Les feuilles sont plus grandes et moins découpées que chez les spécimens des régions plus basses. Chez ce spécimen elles mesurent environ 50 cm de longueur. Constituant souvent des peuplements denses, *M. fluviatilis*, avec ses grands épis de fleurs roses, constitue un élément spectaculaire de la végétation des rapides.

au point que la région médiane du limbe est parfois étroite, tantôt à contour largement ové-lancéolé et à peine lacinié sur la marge.

Le nombre des étamines, variant de 14 à 40 avec un maximum de fréquence vers 22-32 (*vide* WENT, 1910), est également remarquable. Il serait intéressant, — dans des travaux futurs, qui exigeraient un grand nombre de comptages, faits sur place, sur la plante fraîche, — de préciser le déterminisme de ces fluctuations. Nous citerons plus loin, dans les



Fig. 3. — *Mourera fluviatilis* Aubl. : Inflorescences émergeant au moment de la décrue.

remarques morphotaxinomiques de la conclusion, les comptages effectués sur cette espèce par WENT, qui illustrent la variabilité du nombre des étamines, notamment en fonction de la place des fleurs dans l'inflorescence et de la taille des inflorescences.

La taille de la plante est susceptible de variations : nous avons vu de très petits spécimens, à hampe florale de 5-10 cm, et à nombre de fleurs très réduit, voire à fleur unique. Ces spécimens, épars et rares, reliés par des formes intermédiaires, paraissent dus à des conditions mésologiques différentes, et illustrent le rôle possible du milieu dans la forme des Podostémacées¹ : il ne saurait être question, en général, d'établir

1. On peut, *a priori*, imaginer bien des causes possibles à cette variabilité : rapidité de courant, profondeur de l'immersion (agissant sur la nature et l'intensité de la lumière à laquelle est soumise la plante au cours de son développement), caractère plus ou moins précoce de l'émersion, etc...

des subdivisions taxinomiques sur de seules variations quantitatives.

Il nous a cependant paru possible d'envisager une valeur taxinomique de certaines différences. Les spécimens recueillis dans la région du Marouini et du Ouaiqui, près de la frontière brésilienne, se distinguent de ceux récoltés plus bas, non seulement par la forme de leur limbe, mais aussi par la nature de l'indumentum de sa face supérieure. Les feuilles sont généralement plus grandes, largement ovées, moins laciniées, avec

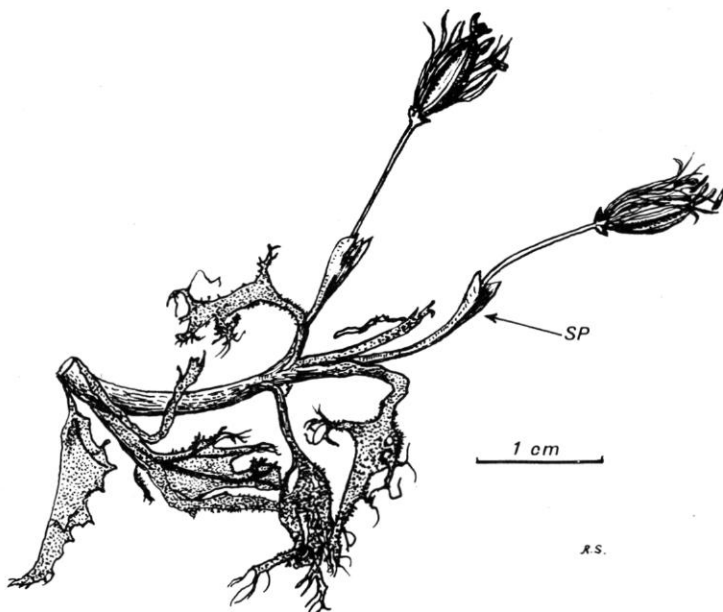


Fig. 4. — Spécimen nain de *Mourera* récolté sur un rocher du lit du Maroni (Guyane). Les fleurs roses sont isolées, contrairement à la structure normale de *M. fluvialtilis*, chez lequel les fleurs sont groupées en épis (dont la valeur morphologique a été discutée par WENT). Chez ce spécimen, la fleur est très semblable à celle de *M. fluvialtilis*, mais avec un nombre d'étamines plus faible (une douzaine par fleur); la feuille, bien que n'ayant qu'un nombre de nervures très réduit, présente les caractères classiques de *M. fluvialtilis*: indumentum de « poils » fourchus, appendices sur la face supérieure au niveau des bifurcations des nervures. Par ailleurs ce spécimen nain est unique, et se trouve sur des récifs peuplés de *M. fluvialtilis*. Compte tenu, de plus, du fait qu'il existe des exemplaires de *M. fluvialtilis* à épis pauciflores, constituant des formes de transition, nous pensons que notre spécimen ne saurait être considéré comme constituant un taxon nouveau, et qu'il convient de le placer dans l'espèce *M. fluvialtilis*.

une nervure principale mieux individualisée par rapport aux latérales qu'elle ne l'est généralement dans l'espèce. L'indumentum papilleux de la face supérieure est constitué d'arbuscules plus denses, plus courts et plus épais, presque coralloïdes. Les nervures portent, sur leur face inférieure, des saillies irrégulières, cristées, à aspect de poils larges ou d'émergences, leur donnant un aspect rugueux, alors que les spécimens vivant dans le cours moyen des rivières ont un limbe entièrement glabre et lisse sur la face inférieure, même sur les nervures. Bien que les inflorescences

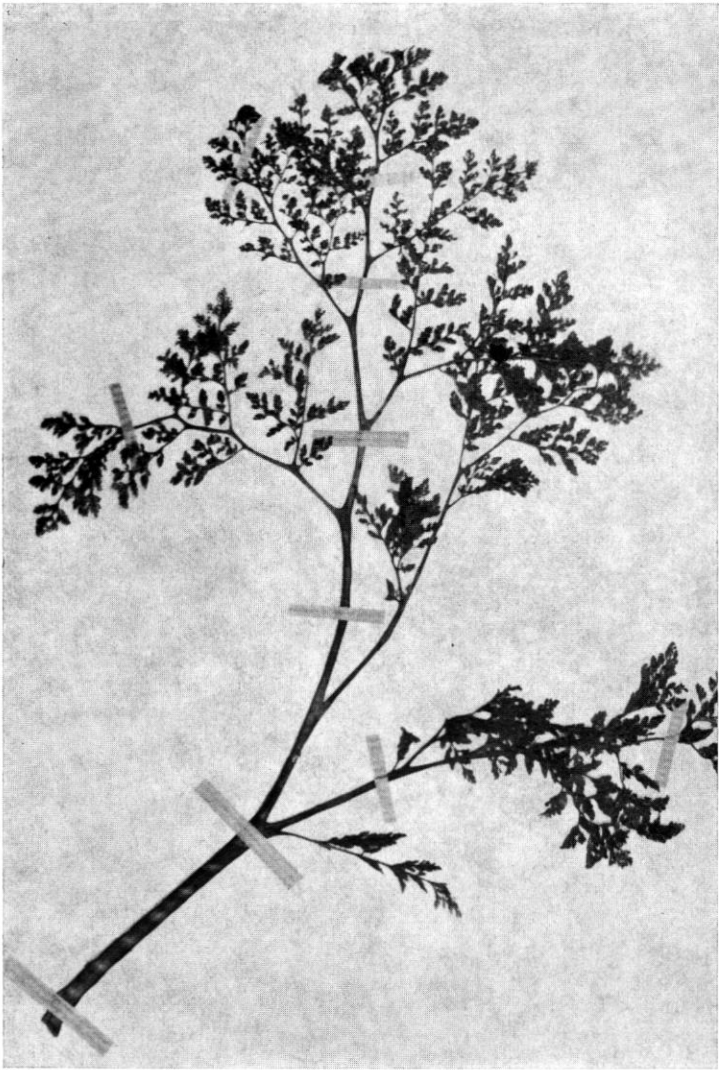


Fig. 5. — Feuille de **Marathrum capillaceum** (Pulle) Van Royen : La morphologie de ces feuilles, en disposition rayonnante autour de la souche, est en relation avec la vie de cette espèce dans des emplacements à courant moins rapide.

et les fleurs ne paraissent pas se distinguer de celles des autres *Mourera* que nous avons récoltés, ces caractères de l'appareil végétatif paraissent avoir une valeur taxinomique, et cette plante (12 105 : Saut Macaque, dans les rapides du Grand Ouqui (sept.) ; 12 255 bis ; Grand Soula, dans les rapides du Marouini (sept.) nous semble bien représenter une variété distincte de *Mourera fluvialilis*.

Cette plante présente une écologie très semblable à celle de la forme usuelle, et vit comme elle dans des rapides à courant violent. Elle paraît cependant, du moins dans les régions que nous avons parcourues, être localisée dans les hauts de rivières, au niveau de seuils rocheux abrupts. Elle y forme des peuplements denses. Ses énormes feuilles (atteignant couramment 1 mètre et plus de longueur), rigides grâce à leur turgescence, résistent aux courants les plus violents.

MARATHRUM HB.

M. capillaceum (Pulle) van Royen

— *Lophogyne capillacea* Pulle.

— *M. nervosum* Engler.

11 832: Saut Macaque, sur la rivière Ouaqui (fl., fr., sept.). 11 928: Rivière Grand Ouaqui (sept.); plante submergée stérile, 12 250: Saut Grand Soula, sur le Marouini (fl., fr., sept.).

Aire : Vénézuéla, Surinam, Guyane Française.

Vit sur des dalles rocheuses subhorizontales, à l'abri des courants rapides.

Espèce remarquable par ses grandes feuilles rayonnant à partir de la base charnue, et très finement divisées (aspect de feuilles d'Ombellifères). Les fleurs, au moment où la plante n'est plus recouverte que de quelques centimètres d'eau, sortent de la souche charnue, au centre de la rosette de feuilles. Fleurs en touffe, à pédoncules blanc rosé, dressé; étamines à filets roses; ovaire blanc rosé, oblong, étroit, à 6 côtes très marquées, surmonté par deux styles robustes prolongeant les nervures dorsales de chacune des valves.

OSERYA Tul. et Wedd.

O. perpusilla (Went) van Royen

— *Apinagia perpusilla* Went.

11 833: rivière Ouaqui (fl., fr., sept.). 12 233: flots rocheux à Pikin Tabiki, sur le Marouini (sept.). 12 243: flot granitique sur le Marouini (fl., fr., sept.). Sur dalle rocheuse subhorizontale, hors des rapides, en peuplement dense, côte à côte avec *Tristicha trifaria*; hauteur de l'eau à ce moment: environ 1-2 cm. Pédoncules blancs chez la plante vivante.

Aire : Surinam, Guyane Française.

Très petite plante acaule, appliquée sur les rochers.

APINAGIA Tul. em. van Royen (incl. *Ligea* Poit. ex Tul., *Ænone* Tul.).

A. flexuosa (Tul.) van Royen

— *Ligea flexuosa* Tul.

— *Ænone flexuosa* (Tul.) Wedd.

11 839: rivière Grand Ouaqui, près de Saut Macaque (fl., fr., sept.).
11 954: rivière Grand Ouaqui (fl., fr., sept.).

Sur le fond rocailleux de la rivière, les longues feuilles en lanières flottant dans le courant. Les tiges, longues, affleurant la surface, portent des touffes denses de fleurs, qui s'ouvrent à l'air libre.

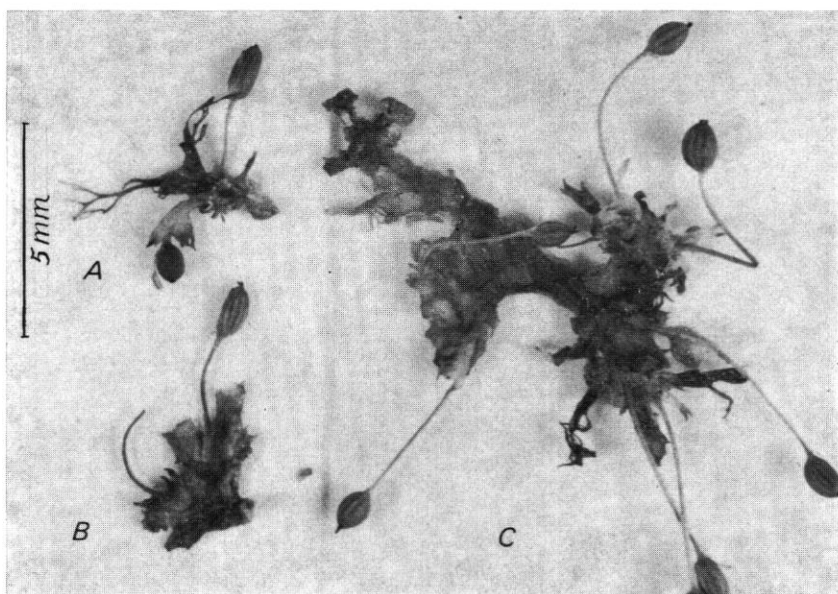


Fig. 6. — *Oserva perpusilla* (Went) van Royen : A gauche, en haut **A** : l'une des fleurs, jeune, sort à peine de la spathe. A droite : spécimen en fruits. L'échelle est en millimètres. L'échantillon **A** montre la structure de la feuille, et la différence entre l'ovaire de la fleur jeune, encore munie de son étamine, et le fruit, à côtes plus marquées. De telles différences, — de même que celles existant entre les fruits et les pédicelles fructifères des spécimens **A**, **B** et **C** pourtant récoltés côte à côte, — incitent à la prudence dans la description d'espèces nouvelles, surtout lorsque le petit nombre des spécimens ne permet pas d'avoir une idée suffisante de l'amplitude de variation des taxons.

Aire : Surinam, Guyane Française.

L'espèce est remarquable par sa tige bien individualisée par rapport aux feuilles.

A. longifolia (Tul.) van Royen

— *Ænone longifolia* Tul.

— *Ligea longifolia* (Tul.) Tul.

12 232: rivière Marouini, près de son confluent avec l'Itany (fl., fr., sept.). 12 307: bas Marouini (sept.).

Tapisse les rochers des cascades, en peuplement dense, parfois sub-vertical, sur lequel coule une eau très rapide.

Feuilles longues, pennatilobées, à lobes assez étroits, à nervures bien marquées, issues d'une tige robuste, assez longue, peu ramifiée. Filets staminaux roses, ovaire pourpre (les couleurs disparaissent au séchage).

Aire : Surinam, Guyane Britannique, Guyane Française.



Fig. 7. — Peuplement d'*Apinagia longifolia* (Tul.) Van Royen dans une cascade.

L'espèce ressemble à *A. richardiana* mais s'en différencie par sa tige plus longue, plus individualisée, souvent non (ou peu) ramifiée, par ses étamines plus nombreuses (10-30) et par son écologie (cascades).

A. af. marowynensis (Went) van Royen

— *Ænone* af. *marowynensis* Went.

11 393: fleuve Maroni, entre Hermina Dorp et Loca Loca (fl., fr., août). Sur les rochers.

Feuilles à nombreuses touffes de filaments, assez longs, et à segments plus ou moins aigus, parfois disséqués au sommet. 6-7 étamines, de 3,5 mm. Ovaire de 2,5-3 mm.

La plante paraît, pour le moins, très proche d'*A. marowynensis*. Elle présente aussi des affinités avec *A. arminensis* et *A. digitata*, ces diverses espèces étant proches les unes des autres.

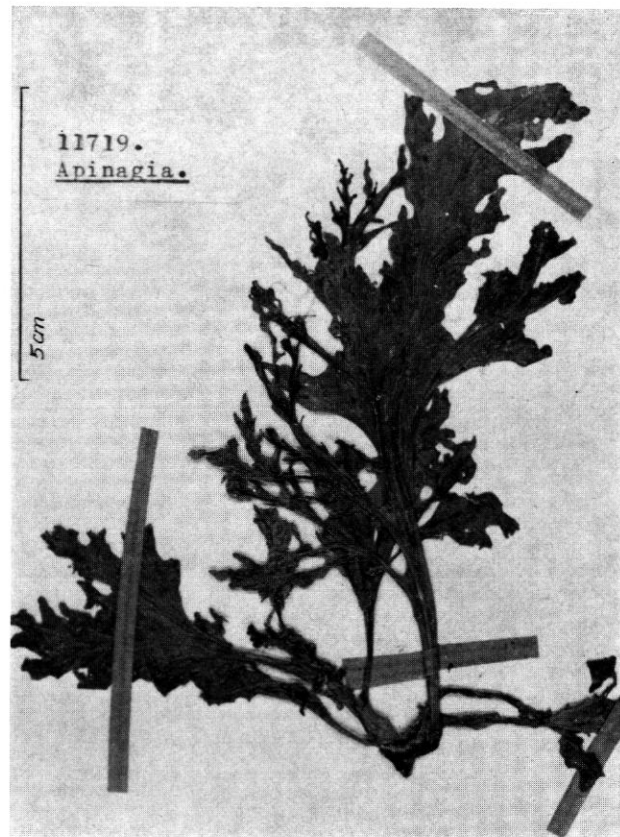


Fig. 8. — De gauche à droite : **Apinagia flexuosa** (Tul.) Van Royen : Schnell 11954, rivière Grand Ouaiqui.
Apinagia Richardiana (Tul.) Warm.

A. secundiflora (Tul.) Pulle

- *Ligea secundiflora* Tul.
- *Neolacis secundiflora* (Tul.) Wedd.
- *Ænone secundiflora* (Tul.) Engl.

11 834: région de Saut Macaque (fl., fr., sept.). 12 182: près du confluent du Tampoc et de l'Itany (fl., fr.). 12 188: confluent de l'Itany et du Marouini (fl., fr., sept.).

Fleurs peu exsertes au moment de l'anthèse, — caractère qui paraît correspondre à un retard de la croissance du pédicelle par rapport au développement de la fleur. Lorsque, plus tard, l'ovaire est nettement exsert, les anthères sont généralement tombées. Étamines longues, dépassant nettement l'ovaire. En général 3 étamines. Feuilles dépourvues de touffes de filaments, ce qui différencie l'espèce d'*A. Richardiana*. Lobes foliaires non disséqués au sommet. La plante 12 182, bien qu'ayant 4 (et même parfois 5) étamines, paraît à rattacher à la même espèce.

A. Richardiana (Tul.) van Royen

- *Ligea Richardiana* Tul.
- *Ænone Richardiana* (Tul.) Warm.

Espèce très polymorphe, à aire vaste (Vénézuéla, Guyane, Brésil du Nord).

11 719: entre Maripasoula et Dégrad Roches, feuilles à filaments nombreux (fl. jeunes, sept.).

F. Hallé 742: Saut Grand Bacou, sur la Mana (août). Plante robuste, à feuilles de 4 cm sur 2,5 à 10 cm sur 6, à nervures bien marquées, profondément pennatilobées. 5-6 (-10) étamines. Ovaire de 3-4 mm. Les feuilles, munies de touffes de filaments, portent des nymphes de Simuliés. La forme foliaire et la robustesse de la plante rappellent *A. longifolia*. Le nombre d'étamines paraît cependant la rattacher à *A. Richardiana*.

SPÉCIMENS AFFINES :

Un certain nombre de plantes récoltées paraissent très proches de *Richardiana*, et pourraient, — du moins certaines d'entre elles, — être rattachées à cette espèce si l'on admet pour celle-ci une grande amplitude de variation des caractères. Ce sont :

11 444: Gaa Caba, sur les rochers du lit du Maroni ; immergé sous 0,50 m d'eau et stérile ; paraît à rattacher à *Richardiana* en raison de sa morphologie foliaire : nervation pennée, lobes entiers, touffes de filaments. L'absence de fleurs ne permet pas de préciser avec certitude le rattachement à l'espèce *Richardiana*. Le limbe est d'un vert foncé, avec des lobes lavés de rose.

11 443: Gaa Caba, sur le Maroni (fl., fr., août) ; feuilles étroites, relativement petites, à touffes de filaments rares ; 2 étamines ; ovaire de

1,5 (— 2) mm. Diffère de 11 719 et des spécimens de *Richardiana* étudiés par MILDBRAED (1904, p. 22) par l'épaississement beaucoup moins marqué du collenchyme des stèles.

12 253: Monpésoula, sur le Marouini (fl., sept.) ; 9-10 étamines en cercle complet, ou presque complet, longues de 2 mm ; ovaire de

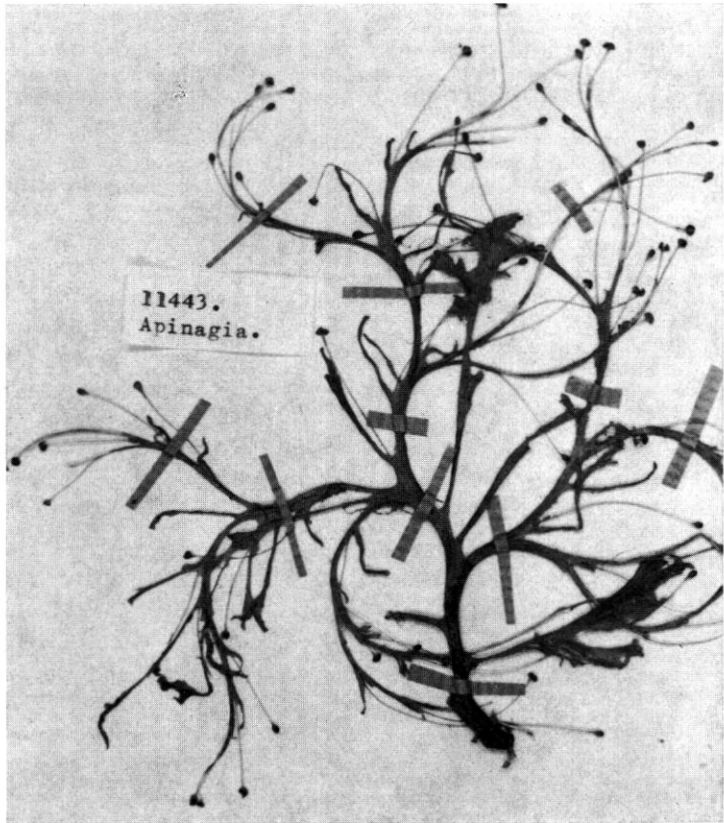


Fig. 9. — *Apinagia* sp. La plante est pour le moins très voisine d'*A. Richardiana*.

de 2,5 mm, vert lavé de rose à l'état vivant, sans côtes visibles au début, puis à 1 côte médiane, plus 2 courtes basales, sur chaque carpelle ; styles 0,5-0,8 mm.

12 014: rivière Petit Ouqui (fl., sept.). Feuilles pennatilobées à bipennatilobées. 5-9 étamines, en cercle complet ou incomplet. Ovaire de 2 mm.

F. Hallé 708: Gros Saut, sur la Mana (août). Feuilles de 2 cm sur 1 à 7 sur 2,5 ; 5-6 étamines, en cercle incomplet. Ovaire de 2 mm.

F. Hallé 681: Saut Grand Bacou, sur la Mana (août). Cette plante se distingue des précédentes par ses feuilles (de 5 cm sur 3) à partie distale plus ou moins flabelliforme et à partie basale longuement effilée, à aspect de pétiole long de 2-2,5 cm. Sur certaines de ces feuilles les nervures sont peu individualisées, constituées par un ensemble de très fines nervures

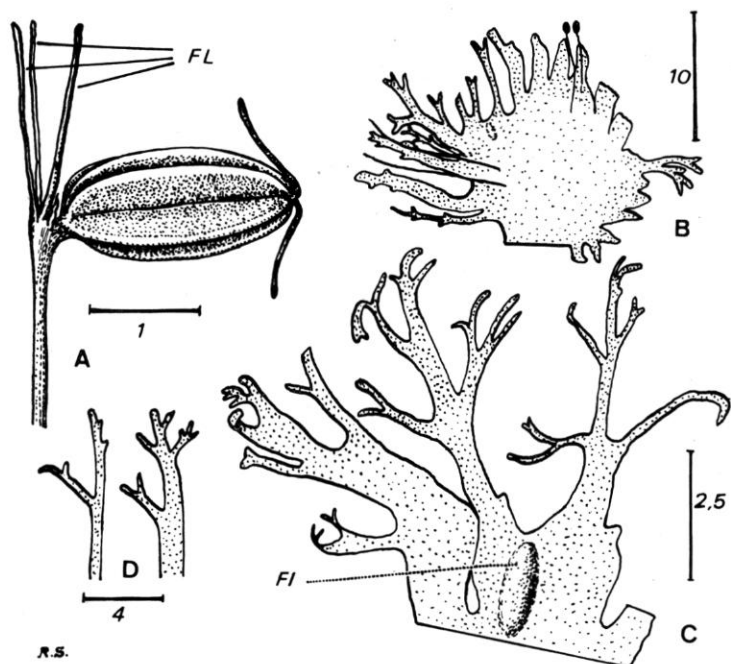


Fig. 10. — *Apinagia divertens* Went : A, jeune fruit, oblique par rapport au pédoncule; les filets staminaux (FL) et les styles ne sont pas encore tombés; B et C, fragments du corps thalloïde de la plante; D, extrémités de feuilles. FI : fleur encore incluse dans la plante, avant l'émergence.

parallèles. Pourtant, sur les mêmes spécimens existent des feuilles à nervures bien marquées, et des feuilles pennatilobées semblables à celles des plantes précédentes. Feuille de 5 cm sur 3 environ. 5-6 étamines ; ovaire de 3 mm.

***A. guyanensis* (Pulle) van Royen**

— *Ænone guyanensis* Pulle.

F. Hallé 705: Gros Saut, sur la Mana (fl., août).

Plante de 20-30 cm, à feuilles de 20-30 cm, issues d'une base charnue. Pas de tige développée. Feuilles composées pennées, à pennes plusieurs fois bifurquées, à lobes linéaires étroits, longs de 3-10 mm.

Aire : Surinam, Guyane Française.

A. divertens Went

F. Hallé 746: Saut Ananas, sur la Mana (fl., fr., sept.).

Petite plante acaule, large de 3-4 cm, à feuilles plusieurs fois fourchues, à segments linéaires, voire filiformes.

Espèce très reconnaissable à ses fleurs portées par un pédicelle, à 3 étamines, à ovaire porté par un court gynophore et plus ou moins réfléchi vers le bas à maturité. Ovaire ellipsoïde, un peu comprimé, à 6 côtes. Capsule de 1,5 mm, réfléchi, à 6 côtes bien marquées.

L'espèce, jusqu'à présent, n'était signalée que du Surinam, et n'avait été récoltée qu'une seule fois (VERSTEEG 908).

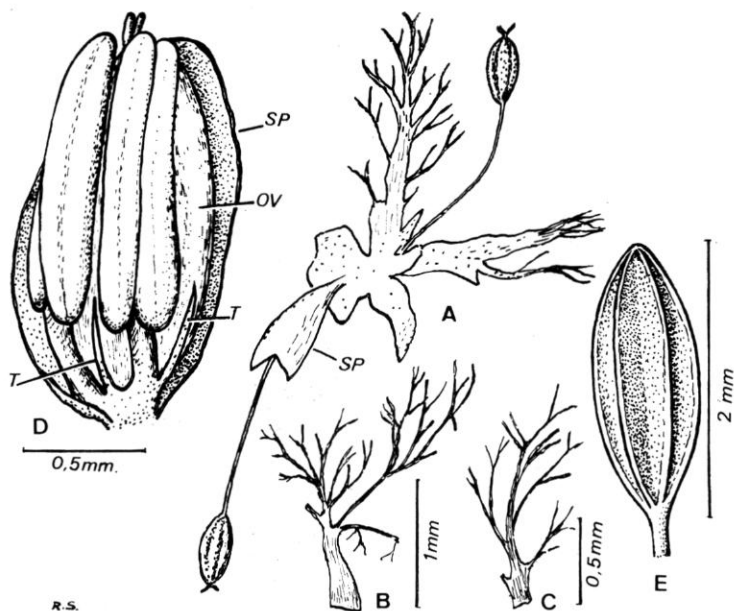


Fig. 11. — *Apinagia itanensis* sp. nov. : A, fragment de la plante, avec fruits; B et C, feuilles; D, jeune fleur incluse dans sa spathe; E, fruit. SP : spathe. T : tépales. OV : ovaire. Les pièces couramment désignées sous le nom de « tépales » chez les Podostémacées ont été fréquemment interprétées comme des staminodes; c'est notamment ce dernier terme qui avait été employé par Tulasne; la terminologie que nous employons ici ne préjuge pas de leur valeur morphologique réelle.

A. itanensis R. Schnell, *sp. nov.*

Herba pusilla, acaulis, foliis 5-10 mm longis, basi integris, apice longe in segmentis linearibus ramosis dissectis, spathella 3-6 mm longa, pedicello 5-15 mm, staminibus duobus, filamentis 1,5 mm, antheris 0,7-1,5 mm, extrorsis, ovario ellipsoideo, 1,5-1,8 mm longo, basi sæpe inæquale, 6-costato, stylis 0,6 mm, caducis, fructu ellipsoideo, ovarium æquante, 1,5-2 mm longo, 6-costato.

TYPE : 12 186, près du confluent de l'Itany et du Marouini, sept. (Herbier SCHNELL, ABT, sera déposé au Muséum de Paris).

Petite plante acaule, appliquée sur le rocher, feuilles comportant une partie basale entière et une partie distale divisée en segments filiformes ramifiés, plus ou moins fourchus. 3 tépales linéaires aigus, de 0,5-1 mm, 2 étamines extrorses, à filet assez long (1,5 mm). Ovaire d'un brun gris, ellipsoïde, souvent obliquement inégal à la base, long de 1,5-2 mm, possédant à l'état adulte 6 côtes bien marquées (3 côtes par carpelle), plus une côte suturale peu sensible. Fruit semblable à l'ovaire.

L'espèce appartient à la section *Wentia* van Royen, et paraît très proche d'*A. penicillata* (van Royen) van Royen. Elle en diffère par la taille nettement plus petite de ses feuilles (qui atteignent jusqu'à 7,5 cm chez *penicillata*), de ses étamines et de son ovaire. *A. penicillata* n'étant connue que d'une station (*Maguire 24 927*, Surinam), nous ne pouvons évaluer l'amplitude de variation de ses caractères. Peut-être, par la suite, sera-t-on amené à voir dans notre plante un spécimen petit de cette espèce, en relation avec des conditions mésologiques particulières.

La plante a été recueillie sur des dalles rocheuses subhorizontales, en dehors des sauts à courant rapide.

REMARQUES BIOLOGIQUES

MULTIPLICATION ET DISPERSION DES PODOSTÉMACÉES.

L'existence, maintes fois constatée, d'une même espèce de Podostémacées dans des rivières différentes, voire de bassins hydrographiques différents, illustre leurs possibilités de dissémination, — vraisemblablement par des oiseaux.

On peut émettre l'hypothèse que la présence de *Tristicha trifaria* à la fois en Amérique, en Afrique et à Madagascar, est le résultat d'un tel transport. L'éventualité d'une très haute ancienneté de cette espèce, expliquant son aire très vaste, ne doit cependant pas être écartée *a priori*.

Les différences profondes qui séparent les Podostémacées du Nouveau Monde et de l'Ancien paraissent indiquer que leur mise en place est ancienne, et que les transports par les oiseaux migrateurs ne sont qu'un processus exceptionnel sur de grandes distances.

Le problème du maintien d'une espèce dans une station peut être posé. Les Podostémacées sont en effet, — au moins dans les conditions naturelles de crue et de décrue, — des plantes annuelles. La rapidité du courant, particulièrement lorsqu'il s'agit d'espèces des cascades, pose le problème de l'implantation des plantules. Les observations faites, depuis WARMING, sur les jeunes plantules des Podostémacées, ont montré que, dès un stade très précoce, celles-ci émettent de longs filaments fixateurs,

qui ont pu être comparés à des rhizoïdes¹ et paraissent issus de l'hypocotyle. La présence de ces organes, nés très tôt, facilite, conjointement avec la très grande abondance des graines, le maintien de l'espèce dans ses stations. De plus le tégument de la graine a des propriétés adhésives. La germination se fait d'ailleurs assez souvent dans les capsules même, ce qui assure également une bonne fixation des plantules sur les pédicelles séchés de l'année précédente ; le fait a déjà été signalé (cf. CHODAT, 1917, p. 238), et nous l'avons nous-même observé sur des spécimens d'*Apinagia* récoltés en Surinam par M. P. J. MAAS lors de la montée des eaux.

LES PODOSTÉMACÉES DANS LES BIOGÈNOSES AQUATIQUES.

Particulièrement en Amérique tropicale, où elles sont remarquables par leurs dimensions souvent grandes et par l'abondance de leurs individus, — au point de constituer de véritables peuplements, — les Podostémacées jouent un rôle sans aucune doute non négligeable dans les chaînes biologiques.

Consommées par certains Poissons, elles constituent une source certainement appréciable de matière organique, ultérieurement réutilisée par les espèces carbivores.

Desséchées lors de l'émersion, elles fournissent de plus par décomposition une source de matière organique, lessivée par la suite par les cours d'eau.

La faune abritée par les Podostémacées gagnerait de son côté à être étudiée. A. LUTZ avait déjà signalé que les Simulidés déposent leurs œufs sur certaines plantes aquatiques, et HOEHNE (1948) avait émis l'hypothèse qu'il s'agissait de Podostémacées. Les nymphes de Simulidés que nous avons pu observer sur les feuilles immergées d'*Apinagia Richardiana*, de provenance variée, confirment cette hypothèse².

REMARQUES MORPHOLOGIQUES

La morphologie très aberrante des Podostémacées, difficile à relier de façon certaine à celle de l'ensemble des Angiospermes, a été maintes fois discutée, notamment sous l'angle de leurs affinités taxinomiques. La majorité des auteurs actuels admet que cette famille se rattache, plus ou moins étroitement, aux Rosales, — ce qui impliquerait que ses structures très particulières sont le fait d'une « adaptation ». Inverse-

1. « ... Haare, welche wie Rhizoiden zur Anheftung dienen » (ENGLER, 1930, p. 11). CHODAT (La végétation du Paraguay, 1917, p. 238), à propos de la plantule, parle de « haptères primaires ». VELENOVSKY (1907, p. 391) emploie le terme de rhizoïdes pour certains organes fixateurs des Podostémacées. Ce terme de « rhizoïdes » a été également utilisé par WENT (1910, p. 36 ; 1926, p. 55, ...).

2. Nous remercions très vivement M. A. VILLIERS, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, qui a bien voulu examiner les insectes récoltés sur nos Podostémacées.

ment l'idée a pu être envisagée, notamment par WEDDELL, que les Podostémacées pourraient être au contraire des relictés d'une flore ancienne, peut-être très différente de l'actuelle.

C'est particulièrement au niveau de certaines structures que se pose la question du caractère archaïque ou au contraire dérivé des Podostémacées : disposition d'apparence centrique des stèles, trachéides, fréquence des bifurcations d'aspect « dichotome » chez les feuilles, notamment dans leur portion distale, et dans l'androcée de certains genres. Nous avons discuté (1967, p. 203-206 et 209-211) les interprétations possibles de ces structures. Si les caractères de l'appareil conducteur évoquent ceux de groupes archaïques et pourraient suggérer l'idée d'une rémanence ancienne, rien ne prouve par contre qu'ils ne sont pas dérivés de structures anatomiques répandues chez les Angiospermes, comme cela a été admis par bon nombre d'auteurs pour d'autres plantes aquatiques. De façon comparable, comme nous l'avons souligné (1967), les structures d'apparence dichotome, si elles rappellent certaines structures généralement considérées comme primitives¹, ne pourraient sans extrapolation hasardeuse être homologuées de façon ferme à celles-ci ; l'existence de telles structures dans des groupes considérés comme évolués, tels que certaines plantes aquatiques (*Utricularia*, *Bidens*), paraît en effet plaider pour le caractère dérivé et non pas archaïque de ces dispositions, pour lesquelles W. TROLL (1938, p. 1644 et sq., 2348-2349) a préféré employer le terme de « pseudo-dichotomies ». Les observations ontogéniques de SCHAEPPi (*Planta*, 1935, 24) ont effectivement amené à l'idée d'un tel caractère dérivé de ces structures chez certaines plantes aquatiques. De façon comparable, certaines feuilles plus ou moins suborbiculaires (certains *Begonia*, *Gunnera*) possèdent des nervures qui, à certains niveaux tout au moins, se ramifient de façon égale ; cette égalité des ramifications traduit une perte de la dominance habituelle de la nervure « principale » par rapport à ses nervures « secondaires », — fait que l'on retrouve, chez ces plantes, à l'échelle de la feuille entière, caractérisée par l'absence de la dominance d'une nervure principale. Le contexte taxinomique et morphologique de telles structures permet de penser que ces bifurcations sont dérivées de structures pennées. En ce qui concerne les Podostémacées mentionnées dans le présent travail, on peut citer le cas de *Mourera fluviatilis*, dont TULASNE (1952, p. 63) décrivait les nervures comme ramifiées dichotomiquement dans leur région basale ; effectivement leurs ramifications sont égales, aboutissant à un aspect bifurqué (cf. pl. 2, phot. 2 de notre article de 1967), bien que ces nervures secondaires puissent être en disposition pennée sur la nervure principale ; quelle que soit l'origine précise de cette disposition, il est manifeste que les corrélations intra-laminaires de la feuille de *Mourera fluviatilis*, même lorsque leur nervure principale est bien développée, paraissent très différentes de ce qu'elles sont chez la majorité des feuilles des Angiospermes.

1. Cf. VAN DER HAMMEN, 1948.

Suivant une interprétation déjà proposée par BAILLON (1886) et par TAYLOR, le « tépale » situé à la bifurcation des andropodes bistaminés qui existent chez d'assez nombreuses Podostémacées, serait en fait un staminode, homologue de l'une des 3 étamines qui existent sur l'andropode d'autres espèces. Ainsi la structure d'apparence « dichotome » présentée par l'androcée de certaines Podostémacées serait issue d'une structure trifide paraissant primitive (cf. fig. 23, p. 207, de notre article de 1967). De façon comparable, les « épines » de *Mourera fluviatilis*, insérées au niveau des bifurcations des nervures, plaident pour l'idée suivant laquelle des dispositions d'aspect « dichotome » pourraient dériver phylogénétiquement de systèmes ramifiés où leurs branches auraient eu à l'origine la valeur de rameaux latéraux.

Les structures bifurquées des feuilles de certains hydrophytes ne paraissent pas liées au seul facteur aquatique, bien que l'expérimentation ait montré le rôle de l'immersion dans leur développement, chez certaines Renonculacées aquatiques ; elles n'existent pas chez certaines plantes submergées, telles que les *Myriophyllum*, pourtant eux aussi à feuilles réduites à des segments étroits. Elles semblent bien témoigner d'une tendance à signification phylogénique, qui est représentée chez diverses Angiospermes primitives (*Ranunculus*, *Cabomba*, *Ceratophyllum*) mais peut aussi exister dans d'autres groupes, considérés comme plus évolués¹.

Ainsi, comme nous l'avions souligné (1967, p. 209), l'anatomie des stèles et la morphologie foliaire ne sauraient à elles seules fournir d'arguments décisifs en faveur d'un caractère archaïque ou évolué des Podostémacées. Par contre, la biogéographie de la famille, — avec une aire très vaste (où les transports à grande distance ne paraissent pas avoir pu intervenir) et des taxons très différenciés dans l'Ancien Monde et le Nouveau² — semble bien constituer un argument de valeur en faveur de l'ancienneté de cette famille, — dont la mise en place se serait faite lors de l'extension des flores angiospermiques, au Crétacé, si ce n'est plus tôt encore, ce qui implique que ses structures très aberrantes étaient sans doute déjà réalisées à cette époque ancienne.

1. La valeur phylogénique des structures foliaires à segments linéaires en disposition ternée, puis pseudo-dichotome dans les ramifications ultimes, trouve un argument dans le fait que celles-ci se rencontrent, chez les Ranales, non seulement dans des formes aquatiques (*Ranunculus*) mais aussi dans des formes terrestres ; c'est le cas de *Paeonia tenuifolia* L., plante terrestre à feuilles à segments très étroits, en disposition ternée, devenant, dans les régions périphériques, sub-pseudodichotomique voire franchement pseudodichotomique, — structure qui rappelle celle des *Ranunculus* aquatiques et des *Cabomba*. L'existence d'une telle structure chez une plante terrestre ne nous paraît nullement en contradiction avec le fait que, chez certains *Ranunculus* aquatiques, cette disposition est induite par le milieu aquatique : il est très certain que des causes diverses peuvent provoquer l'instauration de corrélations morphogènes permettant l'explicitation de tendances innées à valeur phylogénique.

2. Des directions évolutives différentes ont été réalisées par la famille dans ces deux territoires ; on peut particulièrement citer à cet égard la fréquence des « thalles » à valeur de racines (« racines thalloïdes » au sens de GOEBEL) dans l'Ancien Monde, alors que dans le Nouveau on constate en général une évolution vers des « feuilles » développées.

REMARQUES MORPHO-TAXINOMIQUES

L'hétérogénéité structurale des Podostémacées est un fait bien connu ; rappelons notamment :

l'existence de groupes à microphylls (*Tristicha*) et de groupes à feuilles plus ou moins grandes,

l'importance plus ou moins considérable de la racine dans l'appareil végétatif, — le terme extrême étant constitué par certains genres de l'Ancien Monde à racine thalloïde,

la variabilité de l'inflorescence,

la variabilité de la fleur (de 1 étamine à plusieurs dizaines ; présence ou plus généralement absence d'un périanthe développé).

Par contre la biologie des espèces (en relation directe avec le régime des crues), l'existence d'organes de fixation particuliers (haptères), la présence de concrétions siliceuses, la structure anatomique, l'ovaire supère presque toujours bicarpellé, l'abondance des ovules et leur placentation, sont autant de caractères qui donnent à la famille son unité.

Les appendices des épines charnues du limbe des *Mourera*, par leur structure, rappellent les microphylls des *Tristicha*, et pourraient peut-être illustrer les relations morphologiques entre les groupes à microphylls et les groupes à feuilles : une telle homologie impliquerait celle des tiges des *Tristicha* avec ces appendices, c'est-à-dire avec des éléments foliaires. Cette interprétation amènerait à voir dans la feuille des *Mourera* l'équivalent d'un ensemble de rameaux de type *Tristicha* ayant subi une palmure.

L'un des éléments les plus spectaculaires du polymorphisme des Podostémacées est constitué par la variabilité du nombre des étamines, non seulement d'un genre à l'autre, mais aussi entre espèces, et même au sein d'une espèce.

La variabilité intraspécifique du nombre des étamines (et des tépales) a été soulignée par de nombreux auteurs, et notamment par WENT, qui a publié à ce propos des statistiques très démonstratives. WENT (1910) a supposé l'origine de cette variabilité individuelle dans les conditions de vie de la plante ; les chiffres qu'il cite à propos d'*Apinagia Richardiana* paraissent plaider pour une telle interprétation : les spécimens les plus robustes de cette espèce possèdent des fleurs à nombre d'étamines plus élevé que les spécimens plus petits. Les individus de petite taille de la même espèce, récoltés par BECCARI et cités par VAN ROYEN (1954, p. 378), ne possèdent que 2 étamines, ce qui vient à l'appui des conclusions précédentes. L'éventualité de taxons infra-spécifiques, plus ou moins robustes et à étamines plus ou moins nombreuses ne doit cependant pas être rejetée *a priori*.

Chez *Mourera fluviatilis*, les chiffres cités par WENT l'amènent à conclure que ce sont les inflorescences les plus robustes (à nombre de fleurs plus élevé) qui possèdent les fleurs à étamines les plus nombreuses, — fait qu'il croit pouvoir attribuer à une nutrition plus active.

D'autres causes régissent cette variabilité. WENT (1910, p. 60), se basant sur ses comptages, a montré que, chez *Mourera fluviatilis*, le nombre des étamines décroît du sommet à la base de l'inflorescence. Il y a donc là un gradient qui pourrait être rapproché d'autres gradients connus chez les plantes supérieures.

Nous avons recueilli, sur les rochers du fleuve Maroni (près des « Abatis Cottica »), un *Mourera* de très petite taille (hauteur de la plante : 5 cm) et possédant des fleurs isolées, par ailleurs semblables à celles de *M. fluviatilis*, mais n'ayant qu'une douzaine d'étamines ; chaque fleur avait à sa base une spathe comparable à celle qui existe dans la plupart des genres de Podostémacées (fig. 4). C'est le seul spécimen de cette forme naine que nous ayons rencontré ; il se trouvait sur des récifs où vivaient de nombreux *M. fluviatilis*. Nous pensons qu'il s'agit là d'une variation individuelle, et non d'un taxon particulier. Ce fait paraît à rapprocher de ceux que l'on peut observer chez des plantes de familles variées, où le nombre de fleurs par inflorescence peut varier considérablement ; chez un *Cyanolis* (*C. lanata*) d'Afrique occidentale, l'inflorescence peut se réduire à une seule fleur sur des substrats défavorables (observation faite dans le Fouta-Djallon).

Si nous envisageons la variabilité interspécifique, nous trouvons des faits parallèles aux précédents ; de façon générale, les espèces de petite taille possèdent un nombre d'étamines plus faible que les espèces de grande taille. *Mourera fluviatilis*, dont les feuilles atteignent souvent 1 mètre et plus, possède couramment environ 30-35 étamines (chiffres cités par VAN ROYEN, 1953, p. 11) ; le nombre d'étamines est plus faible (5-10) chez les espèces plus petites (*M. Glazioviana* Warm., *M. aspera* Tul., *M. alcicornis* v. Roy.) ; *M. Schwackeana* Warm., espèce relativement petite (feuilles de 5-10 cm) fait cependant exception, avec 20-25 étamines. Dans le genre *Apinagia*, les espèces de petite taille (telles que *A. pusilla* Tul., *A. Spruceana* (Wedd.) Engl., *A. parvifolia* v. Roy., *A. minor* v. Roy., *A. divertens* Went, *A. Pilgeri* Mildbr., ...) ont généralement des étamines moins nombreuses (1-4) que les espèces de grande taille : *A. longifolia* (Tul.) v. Roy., *A. multibranchiata* (Matth.) v. Roy., *A. Staheliana* (Went) v. Roy., *A. Treslingiana* (Went) v. Roy., etc... où le nombre d'étamines est de l'ordre de 8 à 30. Il existe cependant des exceptions : c'est ainsi qu'*A. Riedelii* (Bong.) Tul., dont les tiges atteignent 40 cm et les feuilles 25 cm, ne possède que 2 à 3 étamines. Le genre *Oserya*, qui comporte des espèces de très petite taille, ne possède qu'une étamine. Si le nombre des étamines est, dans de très nombreux cas, en relation avec les dimensions de l'appareil végétatif, cette relation n'a cependant pas un caractère absolu.

Il est remarquable de noter qu'il existe, dans le genre *Apinagia*, des espèces qui, bien reconnaissables les unes des autres lorsqu'elles sont typiques, présentent une amplitude de variation suffisante pour que certaines formes de l'une soient très semblables à certaines formes d'une autre. C'est ainsi que VAN ROYEN (1954, p. 378) écrit à juste titre, à propos d'*A. Richardiana* : « ...forms ressembling *A. Staheliana*, *A.*

longifolia and *A. multibranchiala* sometimes occur, albeit rarely ». Particulièrement, c'est surtout par des caractères quantitatifs que se distinguent *A. Richardiana* et *A. longifolia*: nombre d'étamines (respectivement 2-10 à 10-30), taille, mode de ramification de la tige (souvent non ramifiée chez le second), entre-nœuds (aillés chez *longifolia*, mais souvent légèrement aillés chez *Richardiana*), découpeure du limbe. Il paraît, dans ces conditions, difficile de donner une valeur définitive aux limites taxinomiques qui ont pu être établies sur la base d'un matériel d'herbier. Une culture expérimentale (dont on imagine les énormes difficultés pratiques), dans des conditions variées, serait seule susceptible de mettre en lumière l'amplitude de variation des espèces, et de permettre des conclusions taxinomiques définitives.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBLET F. — Histoire des Plantes de la Guiane Française **1** : 582 (1775).
BAILLON H. — Remarques sur l'organisation et les affinités des Podostémonacées. Bull. Soc. Linn. Paris : 644-648 (1886).
— Histoire des plantes **9** : 256-273 (1888).
ENGLER A. — *Podostemonaceæ* in Engl. et Pr., Nat Pfl. **18 A** : 1-68 (1930).
HAMMEN L. VAN DER. — Traces of ancient dichotomies in Angiosperms. Blumea **6** : 290-301 (1948).
HOEHNE F. C. — Plantas aquaticas. Inst. Bot. São Paulo, ser. D (1948).
LEMÉE A. — Flore de la Guyane Française **2** : 7-13 (1952).
PULLE A. A. — An enumeration of the vascular plants of Suriname : 193-194, fig. 6-9 (1906).
— Neue Beiträge zur Flora Surinames, II, Rec. Trav. Bot. Neerl. **6** : 16-17 (1909) ; III, Ibid. **9** : 139 (1912).
— Zakflora voor Suriname (1911).
ROYEN P. VAN — *Podostemaceæ* : Bassett Maguire Plant explorations in Guiana. Bull. Torrey Bot. Cl. **75**, 4 : 382-383 (1948).
— *Podostemonaceæ*. Ann. Miss. Bot. Garden **37**, 2 : 124-137, fig. 54-61 (1950).
— The *Podostemaceæ* of the New World, I, Meded. Bot. Mus. Utrecht **107** : 1-154 (1951) ; II, Ibid. **115** : 1-21 (1953), et Acta Bot. Neerl. **2**, 1, (1953) ; III, Ibid. **119** : 215-263 (1954), et Acta Bot. Neerl. **3**, 2 (1954).
— Notes on N. Beccari's *Podostemaceæ* from British Guyana, Webbia **9**, 2 : 369-386, 8 fig., 9 pl. phot. (1954).
SCHNELL (R.). — Aperçu préliminaire sur la phytogéographie de la Guyane. Adansonia, ser. 2, **5**, 3 : 309-355 (1965).
— Études sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées. Candollea **22**, 2 : 157-225 (1967).
— et CUSSET G. — Remarques sur la structure des plantules des Podostémacées. Adansonia, ser. 2, **3**, 3 : 358-369 (1963).
— CUSSET G., VROUMSIA TCHINAYE et TÔ NGOC ANH. — Contribution à l'étude des « acarodomaties ». La question des aisselles de nervures. Rev. Gén. Bot. **75** : 5-64 (1968).
TULASNE L. R. — Podostemacearum Synopsis Monographica. Ann. Sc. Nat., ser. 3, **11** : 87-114 (1849).
— Monographia Podostemacearum, Arch. Mus. Hist. Nat. **6** : 1-208, pl. 1-13 (1852).
WENT F. A. F. C. — Untersuchungen über Podostemaceen. Verhandl. Konink. Akad. Amsterd. **16**, 1 : 1-88 (1910) ; **17**, 2 : 1-19 (1912) ; **25**, 1 : 1-59 (1926).

**PRÉSENCE AU GABON DU GENRE
POGONOPHORA MIERS EX BENTHAM,
EUPHORBIACÉE D'AMÉRIQUE DU SUD TROPICALE**

par R. LETOUZEY

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum — PARIS

RÉSUMÉ : Description de *Pogonophora africana* R. Let., *sp. nov.* du Gabon, appartenant au genre sud-américain *Pogonophora* Miers ex Benth.

SUMMARY : Description of *Pogonophora africana* R. Let., *sp. nov.* from Gabon, belonging to the south american genus *Pogonophora* Miers ex Benth.

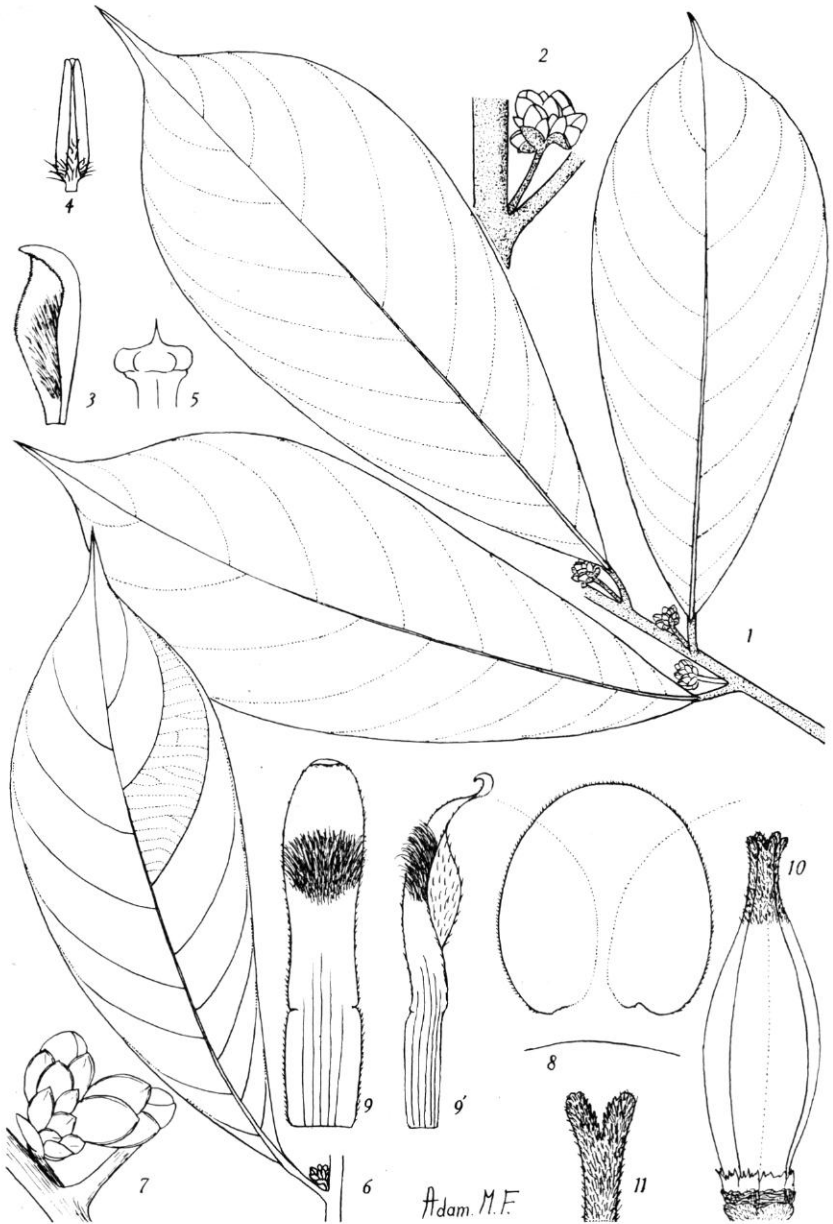
En 1959, au Gabon, N. HALLÉ récoltait sous le numéro 645 un échantillon d'un petit arbre garni de fleurs ♂ et cet échantillon paraissait, à première vue, difficilement rattachable aux Euphorbiacées, malgré des pétioles souvent caractéristiques de cette famille.

Plus récemment, en janvier 1968, N. HALLÉ et J. F. VILLIERS, toujours au Gabon et dans la même région, recueillaient fort heureusement un autre échantillon, sous le numéro 4648, pourvu cette fois de quelques fleurs femelles.

Le rapprochement des 2 échantillons en cause, par les caractères des feuilles et des inflorescences, puis par les caractères des fleurs, nous amenait à constater qu'il s'agissait bien de la même espèce, que les fleurs ♂ n'étaient pas sans analogie avec celles des *Microdesmis* Hook. f. ex Planch., genre placé jusqu'en 1966 dans les Euphorbiacées, puis après cette date dans les Pandacées (cf. FORMAN, Kew Bull. 20, 2 : 309-322, 1966), enfin que l'ovaire des fleurs ♀ correspondait parfaitement à un ovaire d'Euphorbiacée avec 3 loges à 1 ovule pendant.

Les caractères foliaires (y compris les nervures tertiaires parallèles) et floraux (y compris des détails significatifs tels que la pubescence du haut des filets, l'existence d'un disque cupuliforme dans la fleur ♀, les styles bilobés et fimbriés...), ainsi que — et surtout — la présence de poils en touffe barbue sur la face interne des pétales, nous conduisaient rapidement à rattacher l'espèce gabonaise en cause au genre *Pogonophora* Miers ex Benth. (« à pétales barbus »).

Ce genre, classé parmi les Crotonoïdées-Cluytiées, paraît représenté en Amérique du Sud tropicale par 2 espèces : *P. Schomburgkiana* Miers



Pl. 1. — *Pogonophora africana* R. Let. : Éléments ♂ : 1, rameau fleuri ($\times 2/3$); 2, inflorescence ($\times 2$); 3, pétale ($\times 12$); 4, étamine ($\times 12$); 5, pistillode ($\times 12$). — Éléments ♀ : 6, rameau fleuri ($\times 2/3$); 7, inflorescence ($\times 2$); 8, fragment du calice ($\times 8$); 9 et 9', pétale face interne et de profil ($\times 8$); 10, disque et gynécée ($\times 10$); 11, style ($\times 32$). — 1 à 5 : d'après N. Hallé 645; 6 à 11 : d'après N. Hallé et J. F. Villiers 4648.

ex Benthham des Guyanes et du Brésil (Amazone et Brésil méridional) et *P. Glaziovii* Taub. également du Brésil (Minas Gerais), cette dernière espèce — non décrite valablement d'ailleurs — paraissant fort proche de la première, peut-être aussi (?) par une troisième espèce *P. Trianae* Müll. Arg. de Colombie, à pétales glabres.

L'examen comparatif, par D. NORMAND, des bois de *P. Schomburgkiana* Miers ex Benthham (échantillon *Stael 296* de Surinam) et de la nouvelle espèce (échantillon *N. Hallé 645*) confirme aussi l'appartenance de l'espèce africaine au genre *Pogonophora* Miers ex Benthham. Dans les collections de l'Herbier du Muséum de Paris, hormis les 2 échantillons gabonais ci-dessus mentionnés, ne paraît figurer aucun autre échantillon rattachable à la nouvelle espèce. L'existence de celle-ci vient confirmer les affinités des flores forestières de la partie Nord-Est de l'Amérique méridionale et du pourtour de la baie de Biafra en Afrique, affinités que nous avons signalées à diverses reprises (cf. LETOUZEY, Étude phytogéographique du Cameroun, 1968, pp. 145 à 148).

***Pogonophora africana* R. Let., sp. nov.**

Frutex vel arbuscula. Rami juniores pubescentes. Petiolus 5-20 mm longus; folium integrum, oblanceolatum usque obovatum ad 18×8 cm magnum, basi cuneiforme, apice rotundo-caudatum; utrinque costæ secundariæ 8-10, nervi tertiarii ordinis paralleli; limbus siccus subcoriaceus, subtus aureus.

Planta ut videtur dioecia. Flores albidii, in paniculis contractis dispositi. Flos ♂ subsessilis, ad basim bracteolis cupulatis imbricatis circumdatus; calyx 2,5 mm altus, lobis 5 orbicularibus, concavis, 2 mm in diametro, ciliatis; petala elliptica, concava, 2 mm alta, fimbriata, intus basi barbata; stamina 1,5 mm, apice filamentorum et basi antherarum pubescentia; ovarii rudimentum complanatum, 5-lobatum, in centro acutum. Calyx et petala floris ♀ masculis similia sed sepalis 4 mm et petalis 6×2 mm longis; aliter petala oblonga in medio barbata et extra puberula; discus cupulatus, 1 mm altus, membranaceus, irregulariter laceratus; ovarium fusiforme, 4 mm altum, 3-lobatum; styli 1 mm, apice bilobi et stigmatoso-fimbriati; summum gynoeceii puberulum.

Capsula incognita.

HOLOTYPE (Gabon) : ♂ : *N. Hallé 645*, brousse secondaire près de Nkoulounga, 55 km N.-E. Libreville, juin (P); ♀ : *N. Hallé* et *J. F. Viliers 4648*, bords de rivière sur plage sableuse, chutes de Kingué, altitude 100 m environ, bordure des monts de Cristal, janvier (P).

Arbuste de 2 m de hauteur ou petit arbre à écorce faiblement écailleuse, d'un brun-violet marbré de petites taches grisâtres. Rameaux également marbrés de gris ± clair ou foncé, finement ridés longitudinalement. Jeunes rameaux couverts d'une pubescence apprimée-ascendante, de teinte fauve doré, assez rapidement caduque, de même les pétioles et le dessous des nervures des jeunes feuilles, le limbe de celles-ci étant en outre constellé d'un revêtement épidermique granuliforme

discontinu, fauve orangé, donnant une teinte mordorée au-dessous des feuilles sèches.

Feuilles à pétiole de 5-20 mm de longueur, renflé aux 2 extrémités, finement sillonné longitudinalement. Limbe oblancéolé à obovale, atteignant jusqu'à 18×8 cm, avec plus grande largeur aux $2/3$ de sa hauteur, la partie inférieure longuement cunéiforme, l'extrême base du limbe étant un peu arrondie et très rétrécie au contact du renflement, souvent tordu, du pétiole; partie supérieure du limbe arrondie, brusquement prolongée par un acumen triangulaire atteignant jusqu'à 25×10 mm, apiculé en extrémité; 8-10 paires de nervures latérales, inclinées à 45° sur la nervure médiane, droites ou faiblement arquées dans leur trajet principal mais se prolongeant au long de la marge, celle-ci entière ou légèrement ondulée; réseau de nervures tertiaires parallèles entre les nervures latérales; limbe assez coriace, de teinte brunâtre au-dessus et vert mordoré au-dessous, sur échantillons secs.

Plante en apparence dioïque.

Inflorescences σ axillaires sur les jeunes pousses, en panicules pédonculées et contractées ne dépassant pas 1 cm de longueur sur les échantillons examinés; pédoncules et courts rameaux de l'inflorescence couverts d'une pubescence apprimée-ascendante fauve doré. Petites bractées deltoïdes concaves, densément pubescentes.

Fleurs σ blanches à pédicelle subnul sur les échantillons considérés, avec, à la base, de minimes bractéoles cupuliformes imbriquées à marge fimbriée. Calice de 2,5 mm de hauteur, à 5 lobes imbriqués, suborbiculaires, concaves, de 2 mm, ciliolés sur la marge; 5 pétales elliptiques, concaves, de 2 mm de hauteur, à marge fimbriée, garnis sur leur face interne, vers la base, d'une dense touffe de poils blancs, ascendants, atteignant 1 mm de hauteur; 5 étamines de 1,5 mm, à filet très court surmonté d'une anthère oblongue, haut du filet et base de l'anthère avec poils blancs de taille irrégulière; pistillode en mamelon surbaissé, 5-lobé, de $3/4$ mm de diamètre, pointu au centre.

Inflorescences φ sur rameaux plus âgés que ceux supportant les inflorescences σ , pour les échantillons considérés, de structure et d'aspect en apparence semblables aux inflorescences σ , mais à pédoncule subnul.

Fleurs φ blanches à bractéoles, calice et corolle analogues à ceux des fleurs σ mais avec calice et pétales atteignant respectivement 4 mm et 6×2 mm, les pétales étant de forme générale oblongue, avec partie basale \pm carrée et lame concave au-dessus, à pointe recourbée, cette lame portant en son centre une touffe de poils comme les pétales des fleurs σ ; en outre pétales des fleurs φ pubérulents extérieurement, ciliolés sur la marge et ornés de 3-5 nervures ascendantes parallèles; disque cupuliforme entourant la base de l'ovaire, haut de près de 1 mm, membraneux, irrégulièrement déchiré; ovaire fusiforme de 4 mm de hauteur, marqué de 3 sillons longitudinaux et surmonté de 3 courts styles coalescents, hauts de 1 mm, bilobés et fimbriés au sommet, haut de l'ovaire, styles et stigmates étant pubérulents extérieurement.

Fruit inconnu, vraisemblablement capsule tricoque.

NEW DIOSPYROS (EBENACEÆ) IN WEST AND CENTRAL AFRICA

by René LETOUZEY and Frank WHITE ¹

RÉSUMÉ : 1) Démembrement de *Diospyros alboflavescens* (Gürke) F. WHITE et intégration de *Maba iturensis* Gürke sous le nom de *Diospyros iturensis* (Gürke) R. LET. et F. WHITE. 2) Description de 3 nouvelles espèces : *Diospyros Feliciania* R. LET. et F. WHITE de Guinée voisine de *D. Hoyleana* F. WHITE et de *D. Cooperi* (HUTCH. et DALZ.) F. WHITE, *Diospyros longiflora* R. LET. et F. WHITE du Cameroun et du Gabon représentant une espèce particulière, *Diospyros platanoides* R. LET. et F. WHITE de la Nigeria, du Cameroun et du Gabon voisine de *D. soubreana* F. WHITE.

SUMMARY : 1) Dismemberment of *Diospyros alboflavescens* (Gürke) F. WHITE and recognition of *Maba iturensis* Gürke under the name of *Diospyros iturensis* (Gürke) R. LET. and F. WHITE. 2) Description of 3 new species: *Diospyros Feliciania* R. LET. and F. WHITE from Guinée related to *D. Hoyleana* F. WHITE and *D. Cooperi* (HUTCH. and DALZ.) F. WHITE, *Diospyros longiflora* R. LET. and F. WHITE from Cameroun and Gabon representing a very distinct species, *Diospyros platanoides* R. LET. and F. WHITE from Nigeria, Cameroun and Gabon related to *D. soubreana* F. WHITE.

Diospyros iturensis* (Gürke) R. Letouzey et F. White, *comb. nov.

- *Maba iturensis* GÜRKE in ENGLER, Bot. Jahrb. **43** : 328 (1909) ; in MILDBRAED, Wiss. Ergebn. Deutsche Zentral-Afrika Exped. 1907-8, **2** : 524 (1914). Type collection : *Mildbraed 3076* (Holotype B, destroyed ; lectotype HBG), Congo (Kinshasa), Mawambi, Ituri River, ♂ fl., Apr. 1908.
- *Maba Laurentii* ['Laurenti'] DE WILD. in Bull. Jard. Bot. Brux. **5** : 64 (1915) ; tom cit. : 386 (1919) ; Pl. Bequaert. **4** : 7 (1926), *syn. nov.* Type collection¹ : *Pyngaert 1109* (Lectotype BR), Congo (Kinshasa), Eala, fl-buds, Feb. 1907.
- *Maba cylantha* PIERRE ex A. CHEV., Vég. Ut. Afr. Trop. **9** : 233 (1917), *syn. nov.* Type collections : *Klaine 375* (Syntype P ; isosyntype K), Gabon, Libreville, fr., Oct. ; *Klaine 504* (Syntype P), Gabon, Libreville, ♀ fl., Sept. 1896.
- *Maba Bequaertii* DE WILD. in Ann. Soc. Sc. Brux. **45** : 192 (1926) ; Pl. Bequaert. **4** : 4 (1926), *syn. nov.* Type collection : *Bequaert 2420* (Holotype BR), Congo (Kinshasa), Penghe, Ituri R, ♂ fl.-buds, Feb. 1914.
- *Diospyros insculpta* HUTCH. and DALZ., Fl. W. Trop. Afr. **2** : 3, 4 (1931) ; in Kew Bull. 1937 : 54 (1937) non *D. insculpta* BUCH.-HAM. (1827), *syn. nov.* Type collection : *Talbot 1609* (Holotype K), Nigeria, Calabar Province, Oban, ♂ fl.
- *Maba euosmia* MILDBR. [Wiss. Ergebn. Zweite Deutsch. Zentral Afr. Exped.

1. René LETOUZEY. — Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75-Paris-5^e, France.

Frank WHITE. — Department of Forestry, Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford, South Parks Road, Oxford, Great Britain.

- 1910-11, **2** : 79 (1922), *nom. nud.*] in Notizbl. Bot. Gart. Berl.-Dahl. **9** : 1046 (1926), *syn. nov.* Type collection : *Mildbraed 5162* (Holotype B, destroyed ; lectotype HBG), Cameroun, Lomié, ♂ fl., May. 1911.
- *Maba ripicola* MILDBR. [tom. cit. : 34 (1922), *nom. nud.*] loc. cit. (1926), *syn. nov.* Type collection : *Mildbraed 3837* (Holotype B, destroyed ; lectotype HBG), Congo (Brazzaville), Dscha (Dja), below Molundu, fr., Nov. 1910.
- *Diospyros alboflavescens* auct. non (GÜRKE) F. WHITE ; sensu F. WHITE in Bull. Jard. Bot. Brux. **26** : 241 (1956) pro parte quoad *syn. Maba Laurentii*, *M. Bequaertii* et *D. insculpta* tantum ; in F.W.T.A. ed. 2, **2** : 6, 10, 14 (1963) ; in Nigerian Trees **2** : 342 (1964).

When one of us (WHITE, 1956) attempted to accommodate all of the previously described African species of *Maba* in *Diospyros*, he sank, with some misgivings, one well-known West African and two well-known Congo species under the little known *Maba alboflavescens*, which he transferred to *Diospyros*. At that time *D. alboflavescens* was only known from the two type-gatherings from Bipindi which consisted of leaves and immature male flower-buds. These specimens appeared to match specimens of the other three species associated with it, especially certain gatherings of *Maba Laurentii*. Subsequently specimens of a third gathering of *D. alboflavescens* (Zenker, second series 567) with open male flowers have come to light and clearly show that two species are involved.

D. alboflavescens differs from the three species with which it was associated in having botuliform, not ovoid-apiculate, male flowerbuds, the male corolla lobed to two-thirds not one-third, and glabrous not strigulose-puberulous stamens which are inserted on the corolla-tube, not on the receptacle.

Four other species, *Maba iturensis* Gürke, *Maba cyllantha* Pierre ex A. Chev., *Maba euosmia* Mildbr. and *Maba ripicola* Mildbr. must be associated with the three wrongly placed in synonymy under *D. alboflavescens*. Of the seven available epithets "*iturensis*" is the earliest and is combined in *Diospyros* here.

D. alboflavescens as now circumscribed is one of the most poorly collected African species. Collectors are requested to obtain more material, especially female flowers and fruits so that it can be completely described.

Diospyros Felicianae* R. Letouzey et F. White, *sp. nov.

Inter species africanas occidentalis ob folia parva siccitate nigra prope *D. Hoyleana* F. White et *D. Cooperi* (Hutch. et Dalz.) F. White tantum ponenda; a *D. Hoyleana* foliis basi minus asymmetricis, apice minus attenuatis, calyce in flore foemineo 4.5 mm longo haud 1.5 mm longo, lobis calycis acutis haud suborbiculatis, endospermio laevi haud ruminato satis distincta; a *D. Cooperi* foliis apice emarginatis haud acuminatis, fructibus ovoideo-conicis haud subglobosis, subsessilibus haud longe (4.0-6.0 mm) pedicellatis facile distinguenda.

Arbor parva, 4-6 m alta. *Folia* basin versus supra subtusque pilis

paucis brevibus exceptis glabra, 3.2×1.5 — 8.5×2.6 cm, lanceolata, lanceolato-elliptica vel elliptica, apicem versus fere subacuminata, apex ipse emarginatus; nervi laterales utrinsecus ca. 6, ægre discernendi, supra prominuli, subtus leviter impressi; rete venularum non visibile. *Flores masculi* ignoti. *Flores feminei* in inflorescentiis axillaribus unifloris dispositi vel in axillis foliorum delapsorum solitarii; pedicellus crassus, 1.0 mm longus, dense setulosus. Calyx 4.5 mm longus, in statu fructifero haud accrescens, extus sparse strigosus, ad $2/5$ 3-4-lobatus, lobis deltatis, apiculatis. Corolla ignota. Ovarium glabrum, 6-loculare, loculis uni-ovulatis; styli 3, 1.75 mm longi, erecti, a basi usque ad medium connati apice stigmatoso distincte capitato. *Fructus* $2.5-3.0 \times 1.6-1.8$ cm, ovoideo-conoideus, stylis persistentibus, 4-usque 6-spermus, verruculosus, glaber, siccitate atratus, lucens. Semen ca. $15.0 \times 5.0 \times 4.0$ mm; endospermium haud ruminatum.

GUINÉE : Nr. Kindia, immature fr., *Jacques-Félix s. n.* (Holotype P). Benna, immature fr., Oct. 1956, *Jacques-Félix 7181* (Paratype P). Lanfomé river, fr., March 1904, *Pobéguin 910* (Paratype P).

*D. Felician*a appears to be endemic in forest vegetation occurring in a torrent gullies carved in Benna sandstone plateau (1 000-1 200 m) of Guinée, with various other shrubs such as *Eugenia leonensis*, *Memecylon fasciculare*, *Olea Hochstetteri*, *Vincetella Passargei*...

The POBÉGUIN specimen was examined by one of us (F. W.) when writing the account of the *Ebenaceæ* for the second edition of the Flora of West Tropical Africa and was mentioned in a note under *D. Cooperi* as possibly being related to that species. The two *Jacques-Félix* specimens were discovered by the other author of this note (R. L.) while sorting unnamed West African material and immediately suggested a relationship with *D. Hoyleana*.

Until more complete material is available it will not be possible to place *D. Felician*a more closely, but on present evidence it appears to be more closely related to *D. Hoyleana*, despite the wide interval of 2700 km separating their geographical ranges.

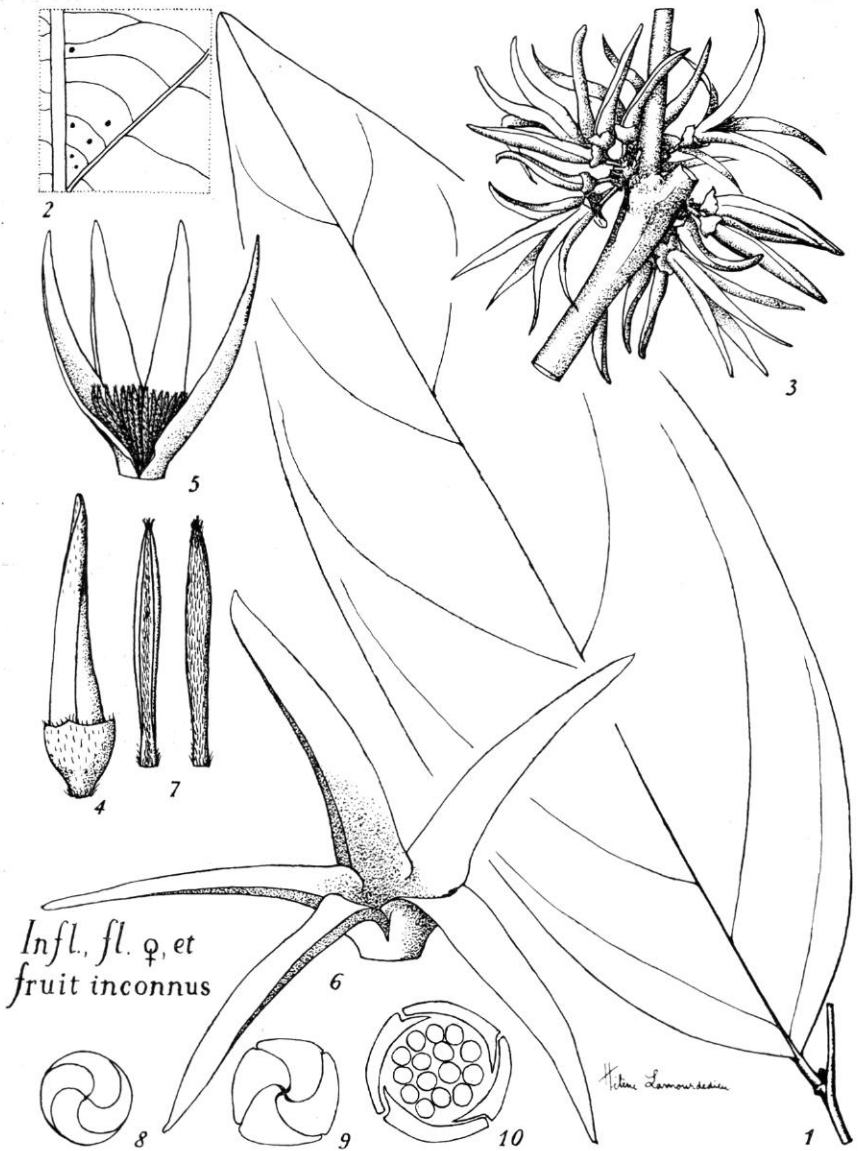
The epithet is chosen to honour Mr. H. JACQUES-FÉLIX, distinguished contributor to African botany.

***Diospyros longiflora* R. Letouzey et F. White, sp. nov.**

Species inter *Diospyres* maxime insignis foliis magnis lanceolatis, subter in vivo glaucis, sicut floribus masculis longis, segmentis corollæ fere usque ad basim liberis, crassissimis.

Frutex, 7 m altus. Rami juniores, petioli, nervique subtus pilis sparsis instructi deinde glabri. *Folia* lanceolata vel oblongo-lanceolata, usque 38×12 cm, basin versus obtusa, apice acuta; nervi laterales adscendentes utrinsecus ca. 5, nervi tertiarii costæ fere perpendiculares; omnes nervi

1. Eight paratypes were also cited. Details are not given here.



Pl. 1. — *Diospyros longiflora* R. Let. et F. White : 1, Leaf $\times 2/3$; 2, Lower surface detail of the leaf $\times 2$; 3, ♂ inflorescence $\times 1$; 4, ♂ flower bud $\times 2$; 5, ♂ flower, corolla cut showing stamens $\times 1.5$; 6, Corolla ♂ flower $\times 2$; 7, Stamen $\times 4$; 8, ♂ flower bud transversal section near the apex; 9, idem at half high; 10, idem near the base (8, 9, 10 : $\times 6$). From De Wilde W. 1735 (holotype), Cameroun.

subtus prominuli; rete venularum laxum ægre visibile; lamina coriacea, subter in vivo glauca, in sicco albida; glandulæ minutæ aliquot in axillis nervorum lateralium locatæ. *Flores masculi* subfasciculati in inflorescentiis axillaribus cymosis paucifloris conferti vel in inflorescentiis ca. 10-floris in ramis veteribus dispositi; pedicellus 3-5 mm longus, pubescens. Calyx cupulatus, 4 mm longus, extus intusque sparsim pubescens, margine truncato 4-5 denticulato, sæpe irregulariter fisso. Corolla in alabastro maxime cuneatim decrescens, pilis sparsis tecta, segmentis 4-5 fere usque ad basim liberis, 2.5 cm longis, crassissimis, ab exteriori visis per speciem basi valvatis. Stamina 12-15 in receptaculo inserta, antheris subsessilibus, linearibus, 5 mm altis, strigosis, apiculatis. *Flores fæminei et fructus* inogniti.

CAMEROUN (EAST) : 50 km S of Badijob, nr. Eséka, along the Nyong river close to the large bridge, ♂ fl., Janv. 1964, *De Wilde W. 1735* (Holotype WAG).

GABON : Cristal mountains, nr. Méla, stér., *Normand s.n.* (Paratype P).

Just now this species is poorly collected and its female flowers and fruits are unknown; but it is well characterised by its leaves and by the corolla of its male flowers. DE WILDE notes also that it is a little tree, 7 m high and 25 cm in diameter, with stem blackish to dark brown and with dark green leaves and creamy yellow corolla; in dried specimens, leaves are brownish green above and somewhat whitish below, at least for young leaves.

D. longiflora appears to occur in rain forest.

Diospyros platanoides R. Letouzey et F. White, *sp. nov.*

— *D. sp.* B. F. WHITE in KEAY, ONOCHIE and STANFIELD, *Nigerian Trees* 2 : 344 (1964).

D. soubreanæ F. White affinis, sed habitu arbor parva vel mediocris cortice ut in *Platano* desquamato, foliis apicem versus magis abrupte coarctatis, pedicello in flore masculino brevior, calyce in flore masculino leviter lobato lobis rotundatis non calyce profunde lobato non lobis anguste deltatis satis distincta.

Arbor parva vel mediocris, dioica, 11-20 m alta. *Folia* 7.5 × 3.0-11.5 × 4.5 cm, oblongo-elliptica vel oblanceolata-oblonga, apice acuminata, pilis paucis strigulosis in nervis subter exceptis, glabra; nervi laterales utrinsecus 7-9. *Flores masculi* subfasciculati in inflorescentiis cymosis 2-5-floris conferti, in axillis foliorum vel in axillis foliorum delapsorum dispositi. Calyx 2.25 mm longus, glaber, ad 1/3 3-4 lobatus, lobis 1.0 × 2.5 mm, rotundatis. Corolla urceolata, extus glabra, intus fauce sparse strigulosa, 6.0 mm longa, 3.5 mm lata, ad 1/4 4-lobata. Stamina ca 14, irregulariter biseriata, basi corollæ tubi inserta; filamenta 1.5-2.5 mm longa, applanata, margine setulosa; antheræ 0.75 mm longæ, lanceolatæ, apicu-

latæ, margine setulosæ aliter glabræ. Ovarium rudimentarium 2.5 mm longum, 1.0 mm latum, ovoideum, apiculatum, glabrum. Flores fœminei et fructus ignoti.

NIGERIA : Eastern Region, Ojoga Province, Ikom Division, Cross River North Forest Reserve, ♂ fl.-buds, May 1961, *Latilo & Olorunfemi FHI 43940* (Paratype FHO).

CAMEROUN (WEST) : Mamfia Province, Lake Ejaghan Forest Reserve, ♂ fl., March. 1963, *F. White 8559* (Holotype K; isotypes FHO, P), id., st., March. 1963, *White 8558* (Paratype FHO).

GABON : Koulamotou, 40 km SSW of Lastoursville, ♂ fl.-buds, Nov. 1930, *Le Testu 8550* (Paratype P; iso-paratypes BM, FHO).

Diospyros platanoides is undoubtedly very closely related to *D. soubreana*, but, since they differ in distribution, ecology and (markedly) in habit, and can be separated on a number of small but well-correlated differences, the former clearly deserves recognition as a species. These two species differ from each other as much as the members of many of the "séries écophylétiques" anticipated by CHIPP (1927) and recognised by AUBRÉVILLE (1949) and most serious students of the African flora e.g. *Pericopsis (Afroormosia) elata*, *laxiflora* and *angolensis*, *Lophira alata* and *lanceolata*, or *Diospyros batocana* and *chamæthamnus* (see WHITE, 1962).

D. soubreana is a sparsely branched treelet never more than 5 m tall and usually much less. Its main stem rarely exceeds 3-4 cm in diameter. *D. platanoides* is a fair-sized tree which can attain a height of 20 m. Its bole can be 30 cm in diameter and is distinctly fluted. The bark is smooth and falls away in circular scales up to 12 cm in diameter like that of a Plane tree (*Platanus*).

D. soubreana occurs in moist lowland tropical forest on both sides of the Dahomey interval in West Africa. For Côte d'Ivoire, Ghana and Dahomey little precise information is available on its ecology, but most of the records are from the area occupied by the drier semi-deciduous variant. All the records from Ghana, for instance, are from the drier *Celtis-Triplochiton* and *Antiaris-Chlorophora* "associations" and none are from the wetter *Lophira-Triplochiton* association or from true "rain forest" of TAYLOR'S (1952) classification.

For Nigeria its ecological characteristics are better documented. Here it is confined to semi-deciduous moist lowland forest of the Western Region where the rainfall lies between 1200 and 1625 mm (48-65 in) per annum.

At Gambari Forest Reserve in Ibadan Province WHITE (unpublished observations 1962) found it growing in the shrub layer of high forest characterised by the following species : *Albizia glaberrima*, *Aningeria robusta*, *Antiaris africana*, *Bosquiea angolensis*, *Brachystegia nigerica*, *Ceiba pentandra*, *Celtis Brownii*, *C. Zenkeri*, *Chlorophora excelsa*, *Cola*

gigantea, *Cordia Millenii*, *Daniellia Ogea*, *Morus mesozygia*, *Phyllanthus discoideus*, *Pterocarpus Osun*, *Pterygota macrocarpa*, *Ricinodendron Heudelotii*, *Sterculia rhinopetala*, *Tetraptera tetrapleura*, *Terminalia ivorensis*, *T. superba* and *Triplochiton scleroxylon*. Collectors have frequently mentioned the following associates in their notes : *Celtis* spp., *Cola gigantea*, *Terminalia superba*, *Sterculia rhinopetala*, *Triplochiton scleroxylon* and *Nesogordonia papaverifera*. It has not been found in the wetter evergreen forests of south and south-east Nigeria.

In contrast, *D. platanoides* is absent from the semi-deciduous forests, but appears to be confined to the wetter evergreen forests, where the rainfall exceeds 2 500 mm (100 in) per annum. Its known range extends from the extreme eastern part of Nigeria to central Gabon and appears to lie entirely within the limits of the "forêt biafréenne à Césalpiniacées" of LETOUZEY (1966 and 1968).

At Lake Ejaghan Forest Reserve, Mamfe Division, West Cameroun, WHITE found it growing in the understorey of undisturbed primary forest surrounding the lake. This forest which lies in a sparsely populated region had not been exploited and had apparently been avoided for farming for superstitious reasons. Light demanders such as *Lophira alata*, *Terminalia ivorensis*, *Musanga cecropioides* and *Lovoa* were very rare or (other *Meliaceae*) absent. Characteristic species included : *Antrocaryon micraster*, *Barleria fistulosa*, *Brachystegia Kennedyi*, *Calpocalyx* sp. (White 8586), *Diospyros conocarpa*, *D. Hoyleana*, *D. iturensis*, *D. melocarpa*, *Erythrophleum ivorense*, *Gilbertiodendron* sp. (White 8574), *Guarea Thompsonii*, *Gossweilerodendron balsamiferum*, *Hylodendron gabunense*, *Klainedoxa gabonensis*, *Monopetalanthus* sp. (White 8598), *Piptadeniastrum africanum*, *Poga oleosa*, *Nauclea Diderrichii*, *Pentaclethra macrophylla*, *Sacoglottis gabonensis*, *Staudlia stipitata* and *Tessmannia africana*.

A gap of 400 km separates the nearest known stations of *D. soubreana* and *D. platanoides*.

RÉFÉRENCES

1. AUBRÉVILLE A. — Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale (1949).
2. CHIPP T. F. — The Gold Coast forest : a study in synecology. Oxford For. Mem. 7 (1927).
3. LETOUZEY R. — Étude phytogéographique du Cameroun. 1) *Adansonia*, ser. 2, 6 : 205-15 (1966) ; 2) : 124-135 (1968).
4. TAYLOR C. J. — The vegetation zones of the Gold Coast, For. Dept. Bull. 4 (1952).
5. WHITE F. — Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to *Diospyros*, Syst. Ass. Publ. 4 : 71-103 (1962).

UNE NOUVELLE ESPÈCE DU GENRE
CALLOPSIS ENGL. (ARACÉES)
ET CONSIDÉRATIONS TAXINOMIQUES
SUR CE GENRE

par J. BOGNER
Jardin Botanique, MUNICH

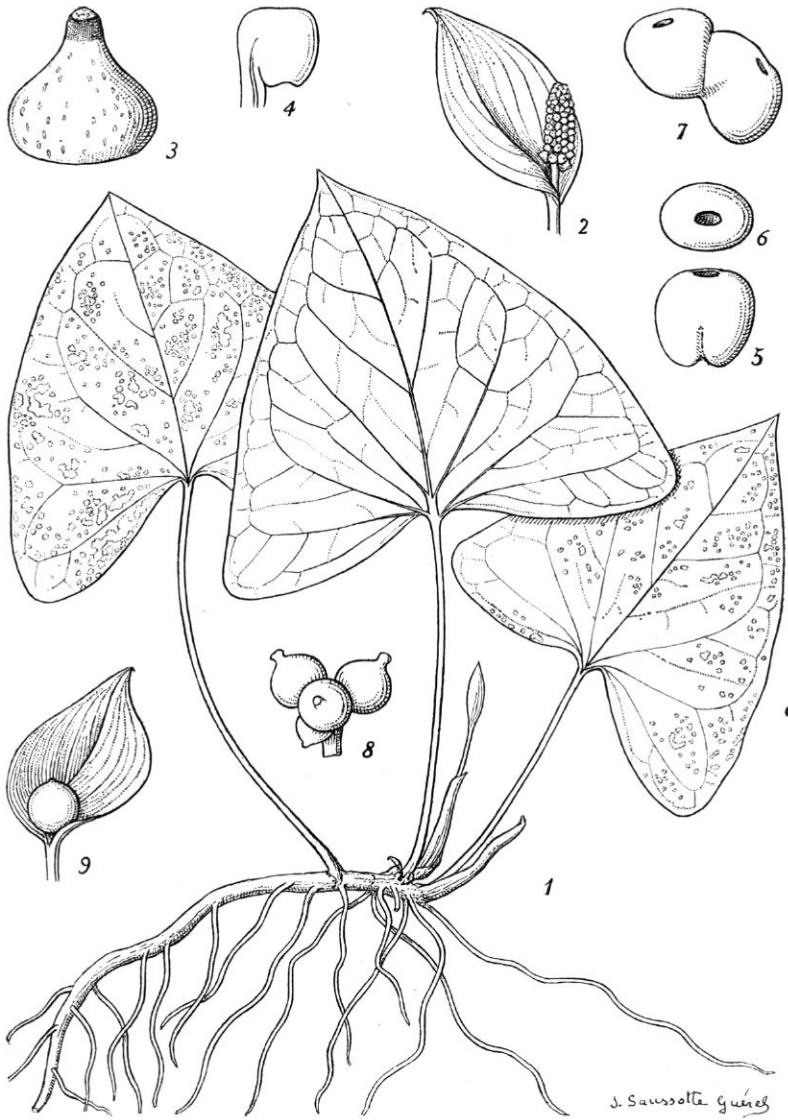
SUMMARY : Description and discussion of a new species of the hitherto monotypical genus *Callopsis* Engl. (Araceæ), from Gabon. — The type species of the genus, *C. Volkensii* Engl., is only known from Tropical East Africa (Kenya and Tanzania); thus the new species considerably enlarges the range of the genus. *C. Hallæi* Bogner, spec. nov., is easy to distinguish from *C. Volkensii* Engl. on account of its triangular cordate-hastate leaves, green spathe, completely free, stipitate spadix, and globular fruits. — Additional notes on *C. Volkensii* Engl.

M. Nicolas HALLÉ, Sous-Directeur au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et Rédacteur principal de la « Flore du Gabon », a effectué, ces dernières années, de nombreuses récoltes botaniques au cours de plusieurs missions scientifiques au Gabon. De passage au Muséum, j'ai pu examiner parmi ce matériel, des échantillons d'une Aracée récoltés en 1968, représentant une nouvelle espèce fort intéressante du genre *Callopsis* Engl. Cette trouvaille de M. N. HALLÉ est d'autant plus remarquable que ce genre a été considéré, jusqu'ici, comme monotypique et seulement représenté en Afrique orientale; qu'il me soit donc permis de l'appeler en hommage de son découvreur.

*Callopsis Hallæi*¹ Bogner, spec. nov.

A *C. Volkensii* Engl. facile distinguitur foliorum lamina triangulariter sagittato-cordata, basi \pm subcordata vel subhastata, spatha viridi, spadice omnino libero, stipitato, floribus φ paucis (circa 4-5) annulatis

1. Le nom de N. HALLÉ est latinisé, en analogie avec celui de Carl von LINNÉ (*Carolus Linnæus*), en *Hallæus*, non pas « *Halleus* », ce qui serait tout à fait impropre, en faisant penser à un nom patronymique de dérivation grecque à terminaison en — εῦς.



Pl. 1. — *Calloopsis Hallæi* Bogner : 1, port $\times 2/3$; 2, inflorescence $\times 1$; 3, fleur ♀ $\times 14$; 4, ovule $\times 20$; 5, fleur ♂ avec une étamine vue de profil $\times 14$; 6, id., vue par dessus $\times 14$; 7, fleur ♂ avec deux étamines, vue de profil $\times 14$; 8, jeunes fruits $\times 4$; 9, infrutescence avec un fruit mûr $\times 1$.

infra floribus ♂ dispositis, pistillo late ampullato vel obpyriformi, fructu globoso.

Habitat silvas densas humidias Africae tropicalis in agro reipublicae gabonensis.

HOLOTYPE : *N. Hallé 4398* (P!).

Petite plante herbacée à rhizome rampant, avec environ 2-4 feuilles.

Rhizome de 5-10 cm de longueur et de 3-4 mm de diamètre, brunâtre, d'organisation dorsiventrale, portant de nombreuses racines à sa face inférieure. Entrenœuds d'environ 1 cm de longueur.

Cataphylles de 3-4 cm de longueur, membraneux, ± rougeâtres, plus tard desséchés; les parties anciennes du rhizome encore garnies des restes de cataphylles.

Pétiole de 4-7 cm de longueur et de 1-1,5 mm de diamètre, vert. Gaine très courte, d'environ 0,5 cm de longueur, ± embrassant le rhizome.

Limbe des feuilles triangulaire-cordé ou largement sagitté, à la base subcordé ou subhasté, vers le sommet ± cuspidé, de 7-9 cm de longueur et de largeur, un peu décurrent sur le pétiole, glabre, d'un vert foncé et ± moucheté de taches blanchâtres. Côte médiane robuste, donnant issue à 4-5 nervures latérales de premier ordre; les deux nervures secondaires inférieures insérées à la base de la côte médiane et le plus souvent encore un peu soudées à celle-ci, ensuite orientées vers les pointes de la base; les autres nervures latérales ascendantes vers les bords du limbe, toutes dans leur partie supérieure courbées vers le haut et anastomosées entre elles près de la marge; les nervures de troisième ordre fines et réticulées.

Pédoncule de 4-5 cm de longueur et de 1-1,2 mm de diamètre, vert.

Spathe elliptique, d'environ 2,2 cm de longueur et au milieu de 1,4 cm de largeur, verte, à base un peu décurrente sur le pédoncule, au sommet munie d'un tout petit crochet. La spathe reste intacte lors de la fructification.

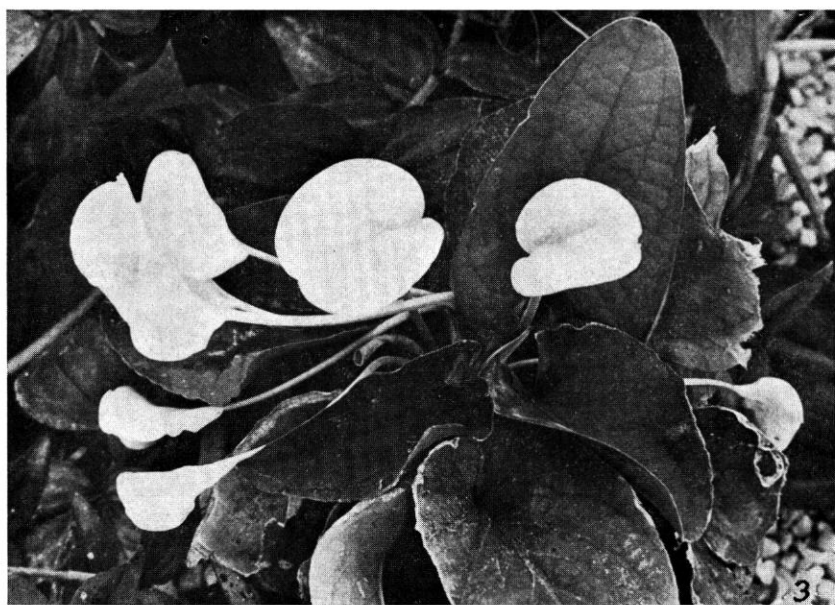
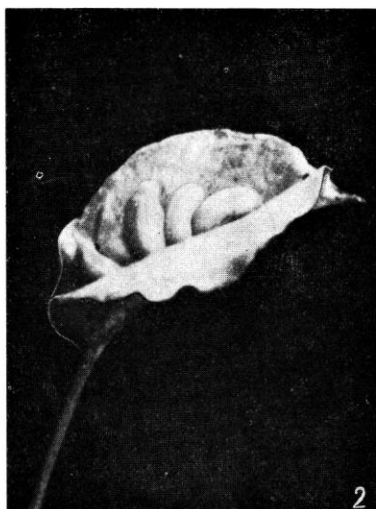
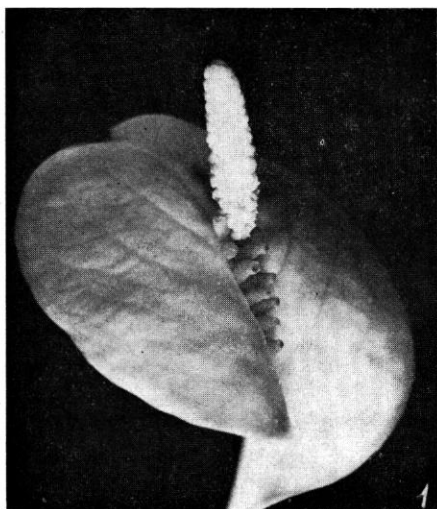
Spadice libre, cylindrique, d'environ 15 mm de longueur et 4 mm de diamètre, stipité, stipe de 3-4 mm de longueur; spadice fertile jusqu'au sommet. Partie ♂ du spadice d'environ 10 mm de longueur.

Fleurs unisexuées, nues; les ♀ et ♂ directement avoisinantes; peu de fleurs ♀ (4-5), disposées de façon annulaire en dessous des fleurs ♂.

Fleur ♂ composée de 1-2 étamines sessiles; filet entièrement absent; les deux thèques s'ouvrant par un seul pore apical largement elliptique.

Pistil largement obpyriforme, d'environ 1,5 mm de largeur à la base, et 1,5 mm de hauteur; style très court; stigmat ± aplati, pas plus large que le style. Ovaire uniloculaire, avec un ovule basilaire anatrope; funicule court.

Fruit globuleux, d'environ 6 mm de diamètre, vert.



Pl. 2. — *Calloopsis Volkensii* Engl. : 1, inflorescence $\times 1,5$; 2, infructescence $\times 1$; 3, aspect général $\times 0,5$ (1 et 2, cultivées au jardin botanique de Munich; 3, en forêt dense humide de la montagne d'Usambara. — Photo J. BOGNER).

GABON : environ 20 km N.-E. de Kango, plateau qui borde la vallée de la rivière Komo, \pm 60 m d'altitude. Au sol, sous bois de forêt dense. Fruit vert, spathe verte, feuillage vert foncé \pm piqueté de blanc. *N. Hallé* 4398, fl. et fr., janv.

D'après les exemplaires secs étudiés, il semble que la configuration des taches blanchâtres sur les feuilles est assez variable; elles peuvent aussi quelquefois manquer.

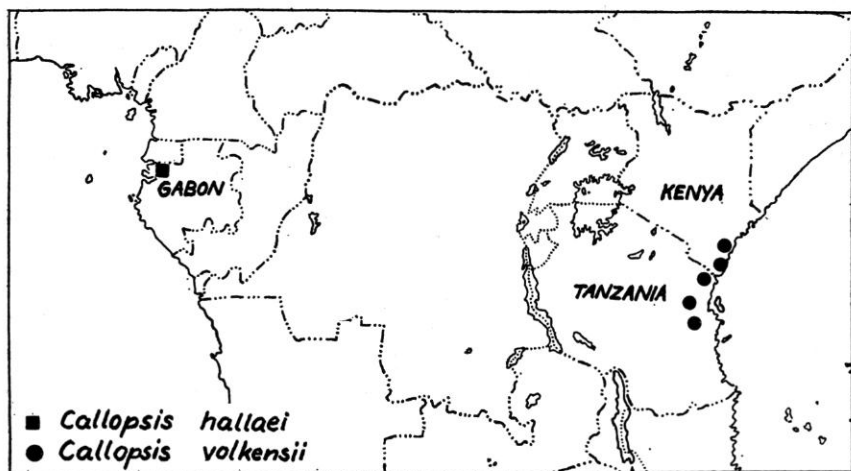
CLEF DES ESPÈCES DU GENRE

1. Limbe des feuilles cordé-ovale; spathe blanche; partie ♀ du spadice soudée avec la spathe, 3-12 fleurs ♀, solitaires ou en paires les unes derrière les autres; pistil lagéniforme; fruit \pm ellipsoïdal *C. Volkensii* Engl.
- 1'. Limbe des feuilles triangulaire-cordé ou largement sagitté; spathe verte; spadice entièrement libre et stipité; peu (4-5) de fleurs ♀ disposées de façon annulaire en dessous des fleurs ♂; pistil largement pyriforme; fruit globuleux.... *C. Hallæi* Bogner

Callopsi *Hallæi* Bogner n'est connu, jusqu'ici, que de la localité type, mais une répartition plus large en Afrique occidentale semble fort probable. D'après les indications de M. *N. Hallé*, l'espèce est très rare et pousse, dans son milieu naturel, sur le sol humeux de la forêt dense humide.

C. Hallæi Bogner est bien caractérisé par ses feuilles qui permettent facilement une identification même en l'absence de fleurs. L'inflorescence montre quelques ressemblances (le spadice entièrement libre, stipité) avec *Nephthytis* Schott, mais les fleurs ♂ de *C. Hallæi* Bogner sont très différentes de celles du genre par les loges des anthères sessiles avec une déhiscence en pores apicaux. L'organisation des fleurs ♂ de *C. Hallæi* Bogner est tout à fait en accord avec celle jusqu'ici connue du genre monotypique *Callopsi* Engl. La présence simultanée du spadice entièrement libre et de la coalescence unilatérale de la partie ♀ du spadice avec la spathe est également connue dans d'autres genres d'Aracées (par exemple *Asterostigma* Fisch. et C. A. Mey., *Arophyton* Jumelle); on ne peut donc pas lui attribuer une importance pour la délimitation générique, et la trouvaille extrêmement intéressante de M. *N. Hallé* peut ainsi être aisément rattachée au genre *Callopsi* Engl.

Les aires de répartition de ces deux espèces sont largement jointes : *C. Volkensii* Engl. est une espèce d'Afrique orientale, où elle se trouve dans la montagne d'Usambara, en Tanzanie, ainsi que dans les montagnes de Nguru et d'Uluguru, de ce même pays. Elle est également représentée au Kenya, dans les Chogni Hills, dans le district de Kilifi, ainsi que dans la forêt de Gongoni, dans le district de Kwale.



L'aire principale de répartition se situe sans doute dans l'Est des Usambaras; on n'a que de très peu de récoltes de l'Ouest de cette montagne et des autres régions mentionnées ci-devant. Cette espèce se trouve également sur sol humeux de la forêt dense humide, entre 100 et 800 m d'altitude, où l'on peut rencontrer parfois en grande abondance. ENGLER (1908) remarque qu'il avait reçu, de la part du Professeur Paul PREUSS, des exemplaires vivants de *C. Volkensii* Engl. du Cameroun, mais qu'il n'avait pas vu d'échantillons d'herbier provenant de ce pays. En effet, des récoltes de cette espèce du Cameroun sont inconnues, et il s'agit sans doute, pour la plante indiquée par ENGLER, d'exemplaires cultivés. En outre, *C. Volkensii* Engl. se trouve actuellement parfois cultivé en Tanzanie, sous le nom de " Dwarf Lily ", ainsi que dans les jardins botaniques.

C. Volkensii Engl. dresse son inflorescence pendant l'anthèse verticalement; sa spathe s'ouvre complètement, prenant, à l'état étalé, une position presque horizontale; ses bords sont presque toujours un peu révolutés. La spathe est d'un blanc pur vif; elle prend, sous des conditions défavorables ou après l'anthèse parfois une légère teinte rose. Des spathe d'un rose pur — dont la présence rare a été indiquée dans la littérature — n'ont pas pu être observées pendant mes études sur le terrain. La partie ♂ du spadice est dressé verticalement vers le haut; dans la plupart des cas, elle est séparée par une distance d'environ 1-1,5 mm de longueur, et l'axe nu de l'inflorescence devient ainsi visible. Très considérablement moins fréquentes, les fleurs ♂ et ♀ se trouvent côte à côte (ENGLER (1920), fig. 8 B). Pendant la fructification, la spathe se ferme de nouveau; elle reste intacte jusqu'à la maturité des fruits, et toute l'inflorescence s'incline vers le bas (ENGLER (1920), fig. 8 A montre

une inflorescence avant ou juste un peu après l'anthèse). Les fruits atteignent une longueur de 1 cm, leur diamètre au milieu est d'environ 0,4 cm; le style est persistant et se trouve sur les fruits mûrs. La face supérieure du limbe des feuilles est d'un vert foncé et \pm brillant, la face inférieure un peu plus claire. Toutes ces observations ont été effectuées sur un bon nombre d'individus de *C. Volkensii* Engl. sur le terrain, dans la montagne de l'Usambara, lors de mes trois séjours dans ce pays en 1967, 1968 et 1969.

Cette petite et très jolie Aracée est cultivée depuis quelques décennies dans plusieurs jardins botaniques où elle fleurit abondamment; mais elle y pousse extrêmement lentement ce qui a sans doute empêché sa répartition plus générale comme plante d'agrément.

Je suis redevable à M. H. HEINE pour l'adaptation française de mon manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN, N. E. — *Calloopsis Volkensii* Engl., in THISELTON-DYER, Flora of Tropical Africa **8** : 186-187 (1902).
- ENGLER, A. — *Calloopsis Volkensii* Engl., Notizblatt des Königl. botanischen Gartens und Museums zu Berlin **1** (1) : 27 (2-1-1895); Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas **A** : 84, **B** : 84, **C** : 131 (1895); Die Vegetation der Erde IX (Die Pflanzenwelt Afrikas) **2** : 255-256, fig. 172 (1908); Die natürlichen Pflanzenfamilien, Nachträge zu den Teilen II-IV, **3** : 34 (1908); Das Pflanzenreich IV. **23 F** (Heft 73) : 58, fig. 8 (1920).
- PETER, A. — *Calloopsis Volkensii* Engl., in : Die Araceæ Deutsch-Ostafrikas, Nachrichten der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Mathematisch-Physikalische Klasse 1929, Heft 3 : 189-190 (1930).
- THANIKAIMONI, G. — Esquisse palynologique des Aracées. Institut français, Pondichéry. Travaux de la section scientifique et technique **5** (5) pl. XVI (1969, à l'impression).

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES ORCHIDACEAE DE MADAGASCAR VIII

SUR TROIS NOUVELLES ESPÈCES DU GENRE *HABENARIA* WILLD

par J. BOSSER

Directeur, de recherches à l'O.R.S.T.O.M.
Laboratoire de Phanérogamie. Muséum. PARIS

RÉSUMÉ : Description de 3 espèces nouvelles d'*Habenaria* de Madagascar.

SUMMARY : Three new species of *Habenaria* from Madagascar are described.

La plupart des *Habenarias* de Madagascar sont des espèces de régions humides ou subhumides et se rencontrent soit en forêt sempervirente, de l'Est ou des plateaux, soit dans des prairies submarécageuses ou des savanes steppiques de ces régions. Nous décrivons ici trois espèces des zones sèches du Sud et du Sud-Ouest où jusqu'à présent une seule espèce de ce genre (*H. tropophila* Perr.) avait été signalée.

***Habenaria beharensis* J. Bosser, sp. nov.**

Herba terrestris, erecta, fere 50 cm alta, caulis a basi ad apicem foliatus, foliis basi 2 in vaginis redactis, foliis mediis 4-5, laminis lineari-oblongis, glabris, planis, 10-20 cm longis, 2-3,5 cm latis; foliis superioribus lanceolato-acutis, gradatim minoribus.

Inflorescentia in racemo simplici constituta, fere 15 cm longo, axi pubescenti; bracteis florum linearibus vel lineari-lanceolatis, acutis, pubescentibus, 2-3,5 cm longis. Flores 5-7, albi, sepalis trinerviis, pubescentibus; sepalo mediano ovato, apiculato, 1,7-2 cm longo, 1-1,2 cm lato; sepalis lateralibus late oblongis, apiculatis, utriusque altero latere ab altero dispari, 2 cm longis, 1-1,2 cm latis; petalis integris, lineari-acutis, 1,5 cm longis, 1,7-2 mm latis, basi margine exteriori dente parvo munitis; labello trilobato, basi obcuneiformi, 1,5 cm longa, in fauce biumbonata; lobo mediano lineari-acuto, 2-2,2 cm longo, 3 mm lato, lobis lateralibus divergentibus, linearibus, 6 cm longis, 5-6 mm basi latis; calcare filiformi, pendente, pubescenti, 15-20 cm longo; anthera 1,5 cm alta, apiculata; rostello brachiiis 1,5 cm longis, ascendentibus, lobo mediano erecto, lineari-obtusio,

7-8 mm alto; processibus stigmaticis porrectis, 15-16 mm longis, paullo arcuatis, latere superiore papillois; ovario pedicellato, 6-7 cm longo, pubescenti. (Pl. 1).

TYPE : *J. Bosser 14791*; fourré xérophile dégradé, voisinage du terrain d'aviation, Ambatomika, canton de Behara (Sud), Madagascar (Holo-, P!).

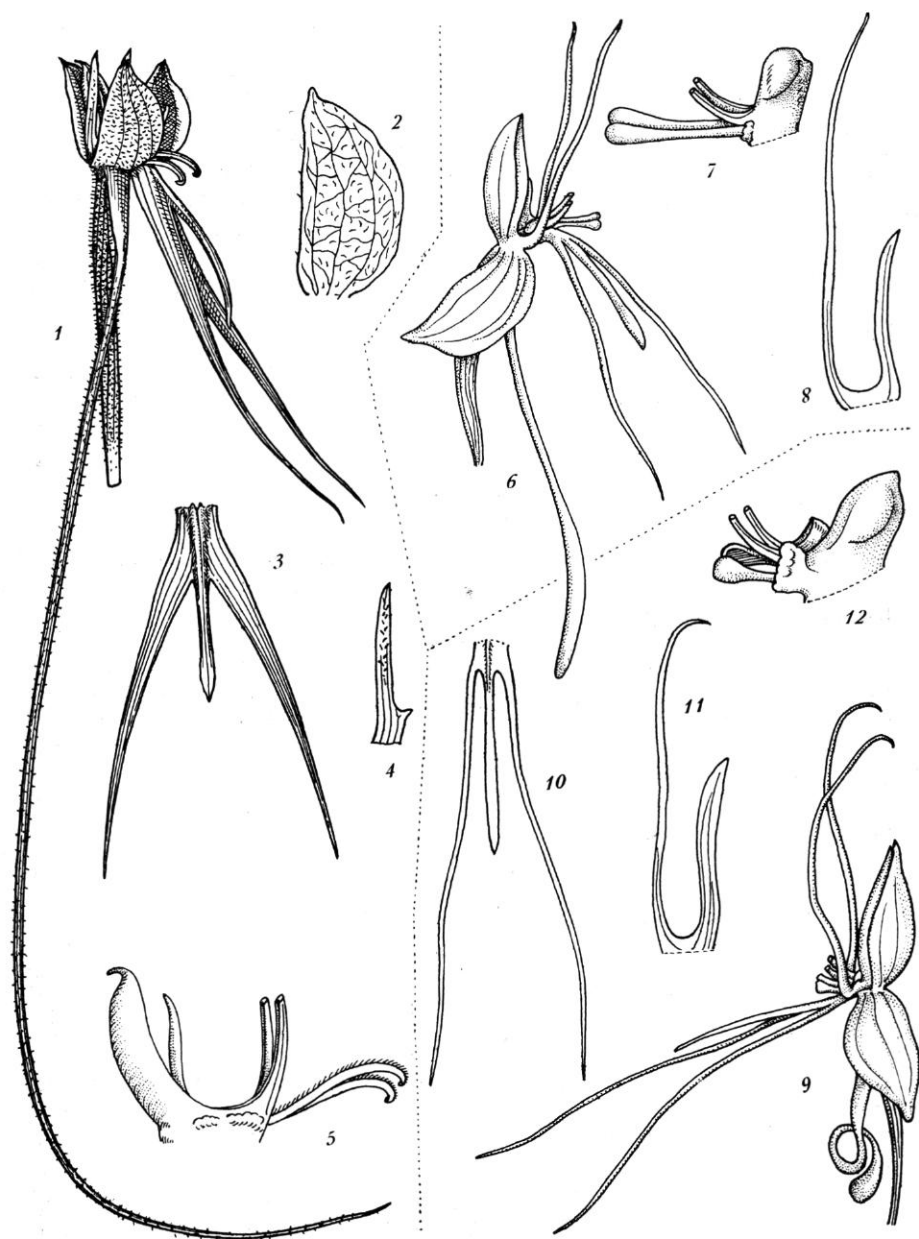
Herbe terrestre; tubercules inconnus; tige dressée, glabre à la base, un peu pubescente sous l'inflorescence, simple, feuillée sur toute sa longueur, les 2 feuilles de la base réduites à des gaines, les 4-5 feuilles suivantes à limbe développé, glabre, à nervure médiane saillante dessous. Inflorescence terminale, en grappe simple, lâche, pauciflore; bractées florales nettement plus courtes que l'ovaire. Fleurs blanches, très caractéristiques; sépales à 3 nervures longitudinales principales et à nombreuses nervures transversales, portant sur le dos des poils courts, articulés à leur base, arrondis et un peu élargis en massue au sommet; pétales linéaires aigus, à base un peu plus large et dentée sur le bord extérieur, glabres ou un peu pileux dans la partie supérieure de la face externe, trinervés à la base; labelle trilobé, glabre ou muni de quelques poils à la base face inférieure, portant dans la gorge de l'éperon 2 petits mamelons médians obtus; lobes latéraux divergents, plans, larges à la base et régulièrement rétrécis en pointe fine; lobe médian nettement plus court que les latéraux, arrondi sur la face supérieure et canaliculé dessous, élargi au sommet en lame aplatie, aiguë; éperon très long, pendant, plus ou moins pileux, poils du même type que sur les sépales; anthère ayant au sommet un apicule récurvé; staminodes représentés par 2 mamelons linéaires, charnus, à la base de l'anthère; rostelle à bras redressés dans leur moitié supérieure, à lobe médian linéaire obtus plus court que l'anthère; processus stigmatiques dépassant les bras du rostelle, un peu falciformes, canaliculés et densément pubescents papilleux sur leur face supérieure; ovaire côtelé, très long, portant des poils du même type que ceux des sépales et de l'éperon.

Cette espèce se distingue aisément de toutes les espèces connues de Madagascar par les caractères de sa fleur : forme du labelle, longueur de l'éperon, pubescence des sépales de l'éperon et de l'ovaire. Elle n'a été récoltée qu'une fois dans le Sud et fait partie du fourré xérophile à Didiéréacées qui est une formation végétale particulière à Madagascar. Aucune espèce d'*Habenaria* n'avait été signalée jusqu'à présent dans ce type de végétation.

***Habenaria cochleicalcar* J. Bosser, sp. nov.**

Ab aliis speciebus Madagascariæ calcare parte mediana in spira cinctato distinguenda.

Herba terrestris, erecta, glabra; partibus inferioribus ignotis; caulis simplex, foliis 7-8, lineari-lanceolatis, acutis, planis, sessilibus, basi gra-



Pl. 1. — *Habenaria beharensis* Bosser : 1, fleur, vue latérale; 2, sépale latéral; 3, labelle étalé; 4, pétale; 5, colonne, profil. — *Habenaria leandriana* Bosser : 6, fleur profil; 7, colonne, profil; 8, pétale. — *Habenaria cochleicalcar* Bosser : 9, fleur profil; 10, labelle, face supérieure; 11, pétale; 12, colonne profil.

datum angustatis, 7-17 cm longis, 2-3 cm latis; foliis 2-3 superioribus lanceolatis, gradatim ad apicem minoribus.

Inflorescentia in racemo simplici constituta, 15 cm longo, axi pubescenti-papilloso, bracteis florum anguste lanceolato-acutis, marginibus papillois, 1,5-2,5 cm longis. Flores 10-12, glabri; sepalo mediano ovato-obtusum, 5-nervio, 9-10 mm longo; sepalis lateralibus ovato-acutis, utriusque latere altero ab altero dispari, 9-10 mm longis, 5-6 mm latis, 3-nerviis; petalis bipartitis, partitione anteriore filiformi, 19-20 mm longa, 0,5 mm lata; partitione posteriore lineari-acuta 9-10 mm longa, 1,2-1,3 mm lata; labello tripartito, basi deltoidea, brevi, 1,5 mm longa, carina mediana parva, angulosa, munita; lobo mediano lineari-obtusum, 12-13 mm longo, 0,9-1 mm lato, apice paullo dilatato, lobis lateralibus filiformibus, 2,5 cm longis, 0,5 mm latis; calcar fere 15 mm longo, basi cylindrico ad tertiam apicalem partem spiram figurans, apice in globulo inflato; anthera 3 mm alta; rostello brachiis 4 mm longis; lobo mediano obtusum, 1,5 mm alto; processibus stigmaticis paullo brachiis rostelli brevioribus, claviformibus; ovario pedicellato 2,5 cm longo (Pl. 1).

TYPE : *Rakoloson*, conservation des réserves naturelles et parcs nationaux de Madagascar 9420; canton de Behara, district d'Amboasary (Sud), Madagascar (Holo-, Pl!).

Herbe terrestre, dont les parties basales n'ont pas été récoltées; tige dressée, simple, feuillée sur toute sa longueur; feuilles linéaires lancéolées, planes, glabres, rétrécies régulièrement vers les 2 extrémités, aiguës au sommet, les 2-3 feuilles supérieures réduites et passant progressivement aux bractées.

Inflorescence terminale, simple, à axe papilleux; bractées florales trinervées, plus courtes que l'ovaire, mais pouvant atteindre les 3/4 de sa longueur. Coloration de la fleur inconnue; pétales bipartis, à lobe postérieur linéaire, plan, aigu ou subaigu, trinervé, de même longueur que le sépale médian et cohérent en casque avec lui au-dessus de la colonne, lobe antérieur filiforme, dressé, semi-cylindrique, arrondi sur la face interne, aplati sur la face externe; sépales latéraux étalés latéralement; labelle triparti, à lobe médian plus court que les latéraux, arrondi sur la face supérieure, canaliculé dessous, un peu élargi dans sa partie terminale; lobes latéraux filiformes; éperon de forme très particulière cylindrique à la base et de 1,2-1,3 mm de diamètre, rétréci au 1/3 supérieur et formant une spirale complète, globuleux et un peu aplati latéralement au sommet; staminodes en 2 masses charnues, à la base de l'anthere; rostelle à bras redressés et lobe médian nettement plus court que l'anthere; processus stigmatiques claviformes, arrondis face externe, concaves face interne, sensiblement de même longueur que les bras du rostelle ou un peu plus courts; ovaire côtelé, pubescent-papilleux ou glabre.

Espèce très caractéristique qui se distingue par les particularités de son éperon. Sa localité d'origine n'est pas très précise, mais elle

fait partie, très vraisemblablement de la formation à Didiéracées où *H. beharensis* Bosser a été récoltée.

Habenaria Leandriana J. Bosser, *sp. nov.*

Species *H. Elliotii* Rolfe affinis cujus differt inflorescentia floribus multo majoribus paucioribus.

Herba terrestris, glabra, erecta, 25-40 cm alta. Caulis simplex a basi ad apicem foliata, foliis basi 2-3, in vaginis reductis vel laminis contractis; foliis mediis 4-7, lamina oblonga vel lanceolato-oblonga, 6-13 cm longa, 3-5 cm lata, apice acuta, basi in pseudo-petiole 1-3 cm longo abrupte angustata; foliis superioribus laminis lineari-lanceolatis gradatim minoribus.

Inflorescentia in racemo simplici disposita, 12-15 cm longa; bracteae florum anguste lanceolatis vel linearibus, 2-3 cm longis. Flores 8-10, pallido-virides; sepalis mediano elliptico-acuto, 13-15 mm longo, 7 mm lato, trinerviis; sepalis lateralibus ovato-lanceolatis, acutis, utriusque altero latere ab altero dispari, 15-16 mm longis, 7 mm latis, trinerviis; petalis bipartitis partitione anteriore filiformi 3 cm longa, 0,5 mm lata; partitione posteriore lineari-acuta, subfalciformi, 13-15 mm longa, 1 mm lata; labello tripartito basi deltoidea angusta, 2,5 mm longa, 2 mm lata, lobis lateralibus filiformibus 2,5-3 cm longis, 0,6-0,7 mm latis; lobo mediano lineari in parte apicali paullo dilatato, 1,8-2 cm longo, 1 mm lato; calcar 4-6 cm longo, apice obtuso, dimidia parte apicali paullo dilatato; anthera 4-6 mm alta; rostellum brachiis 5-6 mm longis, ascendentibus, lobo mediano deltoideo obtuso, 2 mm alto; processibus stigmaticis 8 mm longis, apice clavatis dilatatis; ovario pedicellato 3,5-4 cm longo, glabro. (Pl. 1).

TYPE : *J. Bosser 19 278*, sous bois de forêt tropophile; forêt du Zombitsy, Sakaraha (Sud-Ouest), Madagascar (Holo-, P!).

Herbe terrestre, à tige simple, feuillée sur toute sa longueur. Tubercules 2, ovés ou oblongs, de 1-2 cm de long, pileux. Les 2-3 feuilles basales réduites à des gaines ou à limbe peu développé; les 4-7 feuilles suivantes à limbe plan, glabre, de texture membraneuse, 7-13-nervé, la nervure médiane saillante dessous, nervures transversales fines et nombreuses; feuilles supérieures 2-3, réduites et passant progressivement aux bractées. Inflorescence terminale, lâche, pauciflore; bractée florale linéaire lancéolée, aiguë, plus courte que l'ovaire mais pouvant dépasser les 3/4 de sa longueur. Fleurs à sépales verts, pétales et labelle vert clair; sépale médian et lobe postérieur du pétale cohérents en casque au-dessus de la colonne; sépales latéraux étalés; pétales bipartis jusqu'à la base, celle-ci de 4,5-5 mm de long sur 0,7-0,8 mm de haut, lobe antérieur dressé, filiforme, arrondi sur sa face interne, plan ou un peu canaliculé face externe, lobe postérieur linéaire, plan; labelle triparti, lobe médian plus court que les latéraux, étroit dans sa partie basale, faiblement élargi à partir du 1/3 inférieur vers le sommet, arrondi sur la face supérieure, canaliculé dessous, obtus au sommet; lobes latéraux filiformes, pendants;

éperon pendant, nettement plus long que l'ovaire, élargi dans sa partie terminale; anthère dressée, arrondie au sommet; staminodes réduits à 2 petites masses latérales charnues; processus stigmatiques claviformes, aplatis latéralement, nettement plus longs que les bras du rosette.

Cette plante a des affinités avec *H. Elliottii* Rolfe mais elle se distingue par ses fleurs plus grandes moins nombreuses, à processus stigmatiques beaucoup plus longs, et par ses feuilles atténuées en pseudopétiole à la base. C'est une espèce du sous-bois sec de la forêt semi-décidue du Sud-Ouest. Elle fleurit en mars, à la fin de la saison des pluies.

BIBLIOGRAPHIE

- KRÄNZLIN, F. — Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Habenaria* Willd., Bot. Jahrb. **16** : 52-223 (1893).
- PERRIER DE LA BATHIE, H. — Orchidées in HUMBERT H., Flore de Madagascar, fam. 49, 2 vol. (1939).
- Orchidées de Madagascar et des Comores. Nouvelles observations, Not. Syst. **14**, 2 : 138-165 (1951).
- SUMMERHAYES, V. S. — African Orchids, Kew Bull. **16**, 2 : 253-314 (1962).
- *Orchidaceæ* (Part 1) in MILNE-REDHEAD et POLHILL R. M., F.T.E.A., 1 vol. (1968).

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES ORCHIDACEAE DE MADAGASCAR. IX

LES GENRES *GRAMMANGIS* RCHB. F. ET *EULOPHIELLA* ROLFE

par J. BOSSER et P. MORAT¹

RÉSUMÉ : Examen des espèces attribuées jusqu'ici à ces genres. Mise en synonymie de deux d'entre elles et description d'une espèce nouvelle de *Grammangis*.

SUMMARY : The species placed till now in *Grammangis* and *Eulophiella* are re-examined. A new species of *Grammangis* is described, and new synonyms are proposed.

Les plantes placées dans ces 2 genres sont remarquables et on peut les compter parmi les plus curieuses et les plus belles Orchidées de Madagascar. Elles sont anciennement connues et ont été introduites depuis longtemps dans les serres d'Europe, aussi ont-elles été maintes fois étudiées et représentées. Peu d'espèces ont été décrites et on pourrait s'attendre à ce que leur délimitation soit aisée. Pourtant, comme SCHLECHTER le faisait déjà remarquer en 1925 à propos des *Grammangis*, il n'est pas facile de distinguer certaines d'entre elles. L'étude que nous avons entreprise des *Grammangis* et *Eulophiella* de Madagascar nous a conduit à certaines conclusions que nous présentons ici.

1. GRAMMANGIS

SCHLECHTER, suivi par PERRIER DE LA BATHIE dans la flore de Madagascar, attribuait à ce genre 4 espèces : *G. falcigera* Rchb. f., *G. pardalina* Rchb. f., *G. fallax* Schltr., *G. Ellisii* (Lindl.) Rchb. f.

Les 2 premières espèces ont été décrites par REICHENBACH dans une publication qu'il intitule « Comoren Orchideen Herrn Léon HUMBLLOT's ». Mais il signale en note que les plantes comprises entre parenthèses appartiennent au domaine floristique du S.-E. africain. Ce qui est le cas pour ces 2 espèces. Ce ne serait donc des plantes ni des Comores ni de Madagascar, ce que K. SENGHAS avait déjà remarqué.

1. J. BOSSER. — Directeur de Recherches à l'O.R.S.T.O.M. Laboratoire de Phanérogamie Muséum, PARIS, P. MORAT, Centre O.R.S.T.O.M. TANANARIVE.



Pl. 1. — *Grammangis Ellisii* (Lindl.) Rehb. f.; 1, port de la plante; 2, fleur vue de face; 3, labelle étalé; 4, labelle profil; 5, anthere vue de face; 6, pétale; 7, pollinaire.

Les types de ces espèces ne semblent pas avoir été retrouvés et elles restent pour le moment énigmatiques. Seules des recherches approfondies dans les différents herbiers pourraient apporter plus de clarté à leur sujet.

Grammangis fallax a été établi par SCHLECHTER en 1915. Cet auteur avait remarqué que les plantes habituellement cultivées et appelées *G. Ellisii* différaient de la plante décrite par LINDLEY, représentée par une planche dans Botanical Magazine (T. 5179, 86, 1860). Mais cette différence n'est sans doute pas réelle, car ROLFE faisait observer, dès 1914, dans Orchid Review, que la planche du Botanical Magazine ne reproduit pas avec exactitude la peinture originale qui se trouve dans l'herbier Lindley. Des bandes brunes transversales sont apparues, à la reproduction, sur les sépales. En réalité, elles n'existent pas. On ne les observe en fait jamais sur les échantillons vivants. D'ailleurs, il faut noter qu'une variété (*G. Ellisii* var. *Dayanum* Rehb. f.) avait été créée par REICHENBACH (Gardn. Chron. 1880), basée essentiellement sur l'absence de bandes brunes sur les fleurs des plantes cultivées comparées à la planche du Botanical Magazine. Il semble que SCHLECHTER et PERRIER n'aient pas eu connaissance de la publication de ROLFE ni de la publication de la variété de REICHENBACH. Nous sommes de l'avis de ROLFE quand il pense que cette variété ne peut être maintenue.

Quoi qu'il en soit, *G. fallax* Schltr. est basé sur un type : Perrier 14945, existant au Muséum de Paris, et nous l'avons attentivement examiné. Ce type est un échantillon à inflorescence jeune, à fleurs non épanouies. Pour le distinguer de *G. Ellisii*, on s'est basé sur la taille et la couleur des fleurs, la longueur des bractées florales, la longueur de l'inflorescence et le nombre de fleurs et le fait que le nouveau pseudobulbe feuillé se développe après l'inflorescence et non en même temps qu'elle. A notre avis on ne peut rien inférer de la taille et de la couleur des fleurs car ce type ne comporte que des boutons floraux. On s'aperçoit d'ailleurs, à la dissection, que le labelle, qui semble se développer plus vite que les autres pièces florales, est sensiblement de même taille et morphologiquement identique au labelle de *G. Ellisii* tel qu'il a été représenté par LINDLEY et divers auteurs. Les sépales et pétales ne doivent pas avoir leur taille ni leur forme définitives. Pour ce qui est de la longueur des bractées florales, elle doit être variable, comme nous le verrons plus loin. L'inflorescence ne peut non plus être dite courte et pauciflore par rapport à *G. Ellisii*, car en examinant l'apex, on s'aperçoit qu'il est avorté et comporte une zone desséchée avec de nombreuses ébauches florales qui n'ont pu se développer. L'inflorescence n'a donc pas la taille ni le nombre de fleurs normaux. Reste le fait que l'inflorescence se développerait avant le pseudo-bulbe feuillé. Mais cela aussi ne nous paraît pas normal. Il peut se faire que lors du séchage de l'échantillon, la partie feuillée se soit détachée de l'inflorescence et n'ait pas été incorporée au type. Nous pouvons observer ce fait pour l'espèce que nous décrivons ci-après où sur la feuille d'herbier, l'inflorescence paraît s'être développée seule, mais on trouve à côté d'elle la partie feuillée qui s'est détachée.



Pl. 2. — *Grammangis spectabilis* J. Bosser et P. Morat : 1, port de la plante; 2, fleur vue de face; 3, labelle étalé; 4, labelle profil; 5, anthere vue du dessus; 6, pétale; 7, pollinaire.

D'ailleurs, le dessin, fait sur la plante vivante, montre bien que l'inflorescence et le pseudobulbe feuillé se développent simultanément ce qui doit être la règle chez les *Grammangis*. Il est d'ailleurs à remarquer, qu'étant donné les caractères distinctifs qu'on attribuait à *G. fallax*, aucun échantillon n'ait jamais pu être rapporté à cette espèce avec certitude. Nous sommes donc persuadé que le type de cette espèce n'est qu'un mauvais échantillon de *G. Ellisii*.

Il y a cependant des variations dans *G. Ellisii* pour ce qui est de la forme des sépales qui peuvent être plus ou moins allongés, de la densité et du nombre de fleurs des inflorescences, et, surtout, du développement des bractées florales. Il semble que ces dernières soient en général petites et plus courtes que l'ovaire mais elles peuvent être très grandes comme le montre la plante représentée dans *Lindenia* (VIII, 1892). Que sont en réalité ces variations? Il nous semble prématuré de répondre à cette question, et ce n'est qu'après avoir étudié un certain nombre d'échantillons, d'origine exactement connue, qu'il sera possible de le faire.

La synonymie de *G. Ellisii* s'établit comme suit :

***Grammangis Ellisii* (Lindl.) Rchb. f.**

Hamb. Gartenz. **16** : 520 (1860).

— *Grammatophyllum Ellisii* LINDL., Bot. Mag., tab. 5179 (1860).

— *Grammangis Ellisii* (LINDL.) RCHB. F. var. *Dayanum* RCHB. F. Gardn. Chron. **14**, nouvelle série, 340 : 326-327 (1880).

— *Grammangis fallax* SCHLTR., Orchis **9** : 121 (1915), *syn. nov.*

Le genre *Grammangis* n'est cependant pas réduit à Madagascar à une seule espèce. Il en existe une deuxième qui se distingue nettement de *G. Ellisii* et dont voici la diagnose.

Grammangis spectabilis* J. Bosser et P. Morat, *sp. nov.

Habitu *G. Ellisii* (Lindl.) Rchb. f. similis, flore sepalis petalisque minoribus, labello lobo terminali extensiore, in nervis eminentiis piliformibus munito differt.

Epiphytica, rhizomate crasso, diametro 1-1,2 cm; pseudobulbis contiguus, tetragonis, ad 10 cm altis, 3-3,5 cm in diametro; foliis 3-5 loriiformibus, ad 40 cm longis, 3 cm latis. Inflorescentia 50 cm alta, in racemo simplici disposita, scapo 40-45 cm longo, basi vaginas 4-5 crassas, imbricatas, ovato-acutas, ad 4-5 cm longas, præterea vaginas 6-7 caulinares lineari-lanceolatas, acutas, 4-4,5 cm longas gerente; racemo laxo 15-20-floro; bracteis floralibus 1,5-2 cm longis, anguste lanceolatis. Flos perianthio carnosus; sepalo mediano oblongo acuto, apice recurvato, 2,6-2,8 cm longo, 1,1-1,2 cm lato; sepalis lateralibus mediano similibus utriusque latere altero ab altero paullo dispari, sicut basi gibbosis; petalis oblongis supra medium amplius latioribus, 1,3-1,4 cm longis, 0,8-0,9 cm latis, apice rotundato, apiculato; labello 1,5-1,8 cm longo, 13-17-nervio, erecto, trilobato, lobis lateralibus rotundatis, erectis, lobo terminali ovato-obtusos, apice recurvato, 0,8-0,9 cm longo, 0,4 cm lato; basi carina mediana tabulari supra munito, ad dimidiam longitudinem labelli attingente et ultra

nervis 3 prominentibus protracta; nerviis aliis similiter prominentibus et in lobo terminali appendicibus filiformibus munitis; calcare scrotiformi, 1,5-2 mm longo; columna erecta 10-12 mm alta; anthera ante truncata, 2,2-2,5 mm in diametro, posteriore parte cristam carnosam bilobatam 1,5 mm longam, gerente; polliniis in viscidia communi linguiformi 2,5 mm lata fixis; ovario pedicellato gracili, glabro, 3,5 cm longo.

TYPE : *Lauffenburger*, Jard. Bot. Tananarive n° 1395. Forêt semi-décidue, environs de Sakaraha, Madagascar (Holo-, P!).

Plante épiphyte, à rhizome ligneux, épais; racines charnues, glabres. Pseudobulbes contigus, vert grisâtre, oblongs, tétragones, glabres, munis à leur base de fibres provenant de la désagregation des gaines, ayant, au-dessus du milieu et vers le sommet, 2-3 anneaux brunâtres, cicatrices des insertions des anciennes gaines. Pseudobulbes jeunes portant à leur sommet 3-5 feuilles loriformes, dressées ou plus ou moins infléchies; pseudobulbes plus âgés dépourvus de feuilles. Feuilles vert sombre, glabres, un peu épaisses et chartacées, plissées longitudinalement, aiguës au sommet, longuement rétrécies sur la base et articulées sur la gaine. Pseudobulbe florifère se développant en même temps que l'inflorescence.

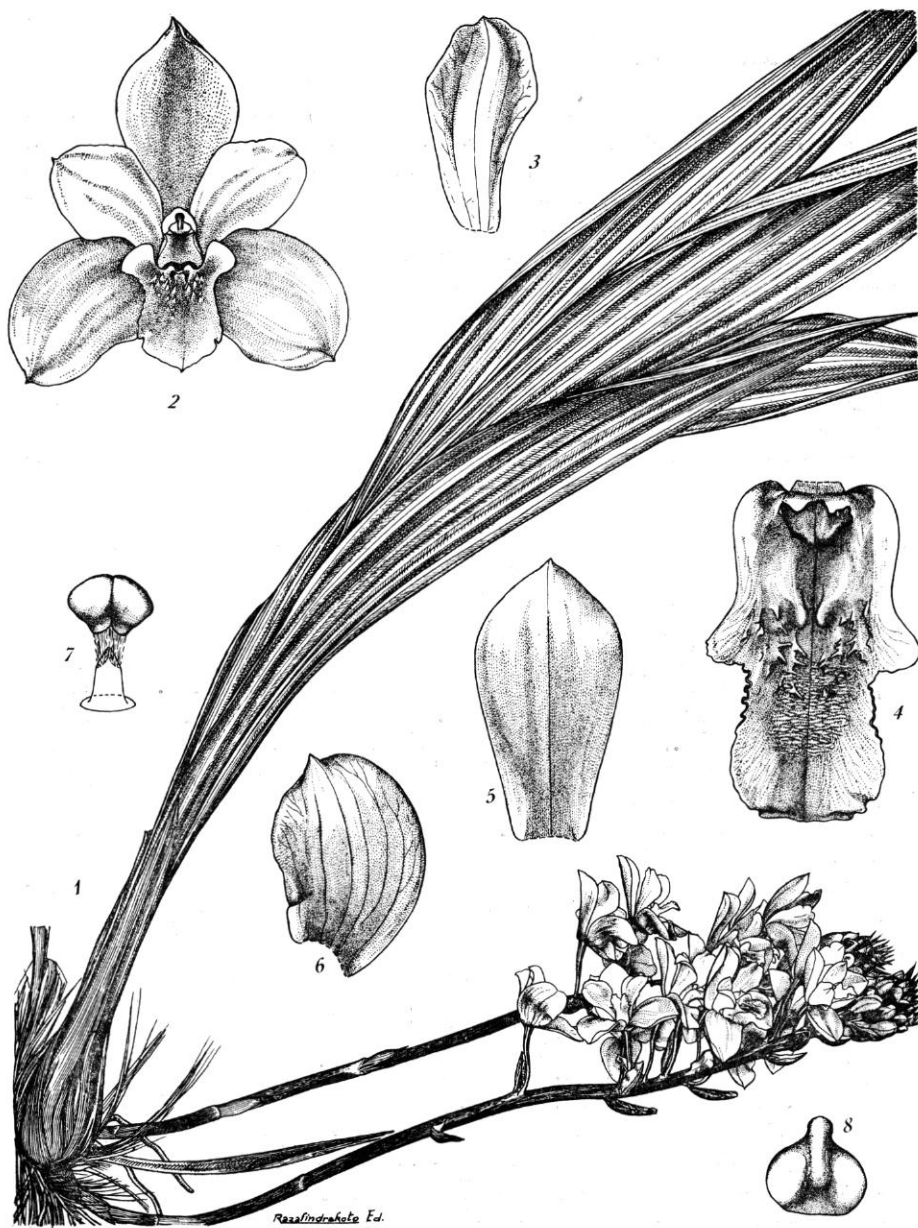
Inflorescence en grappe; pédoncule glabre, aplati, de 40-45 cm de long, muni à sa base de 4-5 gaines imbriquées, vertes, glabres, striées nervées, se résolvant finalement en fibres, et portant 6-7 gaines caulinaires, lâches, lancéolées aiguës. Grappe de 15-20 fleurs, à axe glabre et un peu aplati; bractées florales trinervées, lancéolées aiguës, de 2 cm de long à la base, décroissant de taille vers le sommet, plus courtes que l'ovaire.

Fleur charnue; sépales oblongs aigus à sommet récurvé et marges un peu révolutes, jaunes plus ou moins lavé de pourpre sombre surtout vers les marges, sommet pourpre sombre; pétales oblongs aigus, blancs et tachés de pourpre sombre au sommet récurvé; labelle trilobé, muni à la base d'un court éperon obtus, lobes basaux arrondis, dressés, lobe terminal oblong à sommet aigu et récurvé; base du labelle ornée d'une carène médiane tabulaire, se prolongeant jusqu'au milieu de la longueur, et se résolvant à partir de là vers l'avant en 3 côtes en relief, moins élevées; de chaque côté de la carène 4-5 côtes en relief suivant les nervures; sur le lobe terminal, côtes pourvues d'appendices filiformes; labelle blanc, teinté de rose violacé entre les côtes, appendices blancs.

C'est une plante de la forêt sèche du Sud-Ouest. Elle a le port de *G. Ellisii* mais est plus grêle et se distingue facilement par les caractères de la fleur et surtout du labelle.

Les 2 espèces du genre peuvent se distinguer comme suit :

1. Labelle à lobe médian deltoïde glabre; sépales en général de plus de 3 cm de long *G. Ellisii*
2. Labelle à lobe médian oblong, portant sur les côtes des appendices filiformes; sépales n'atteignant pas 3 cm de long .. *G. spectabilis*



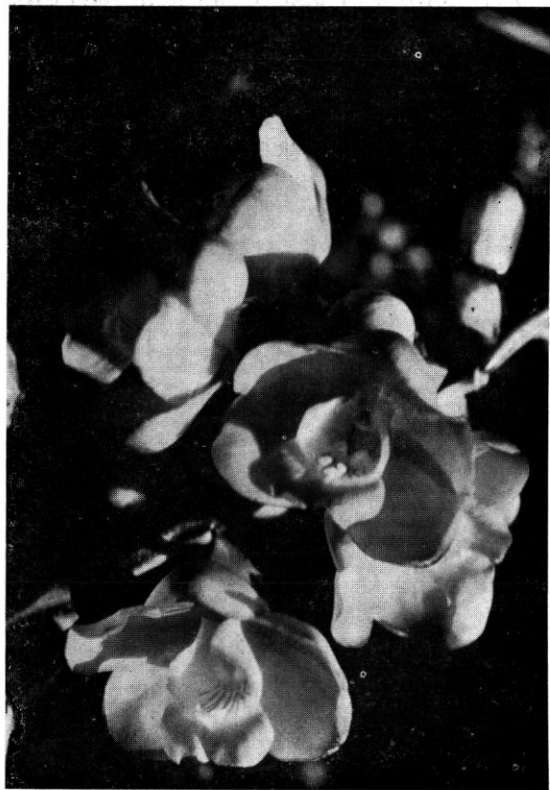
Pl. 3. — *Eulophiella Elisabethæ* Linden et Rolfe : 1, port de la plante; 2, fleur vue de face; 3, pétale; 4, labelle étalé; 5, sépale médian; 6, sépale latéral; 7, pollinaire; 8, anthère vue du dessus.

2. EULOPHIELLA

Dans sa flore des Orchidées de Madagascar, PERRIER DE LA BATHIE retient, dans ce genre, 3 espèces : *E. Ræmpleriana* (Rchb. f.) Schltr., *E. Elisabethæ* Linden et Rolfe, *E. Perrieri* Schltr. E. URSCH et J. GENOUD ont décrit, de leur côté, dans le Naturaliste malgache (5, 1953) une nouvelle espèce : *E. Saboureaui*.

E. Ræmpleriana (Rchb. f.) Schltr. est une espèce anciennement connue, épiphyte sur des *Pandanus*. Elle existe en forêt côtière de l'Est et en forêt de moyenne altitude (800-900 m) dans la région de Périnet et au Sud de Moramanga. Cette espèce présente des variations quant à son développement, à la taille des feuilles et des fleurs, à la forme des sépales et des pétales, à la taille du labelle et à la couleur de la fleur. Il ne fait cependant pas de doute qu'il n'y a là qu'une seule espèce. Après avoir étudié le matériel à notre disposition, nous pensons qu'il est actuellement prématuré de nommer des variétés, voire des formes. Comme pour *Grammangis Ellisii*, cela ne pourra se faire qu'après étude d'un certain nombre d'échantillons d'origine bien précise. Il faut noter que HOCHREUTINER a nommé deux formes : forma *pallida*, à fleurs de couleur rose pâle et, forma *rubra*, à fleurs rouge sombre, provenant toutes deux de la région de Vatomandry.

E. Elisabethæ Linden et Rolfe est une espèce bien distincte de la précédente, et semble être uniquement côtière, du N.-E. de l'île : région de Maroantsetra, Antalaha. Un problème se pose quant à *E. Perrieri* Schltr., espèce décrite en 1920 sur un échantillon de Perrier de la Bâthie provenant de la baie d'Antongil. Le type se trouve dans l'herbier de Paris et nous avons pu l'examiner de près. SCHLECHTER dit que son espèce diffère de *E. Elisabethæ* par un port plus grêle, des inflorescences dressées et non pendantes, des fleurs plus petites. Il ne nous semble pas que l'on puisse se baser sur le port pour distinguer cette espèce. En tous cas, la taille des feuilles du type d'*E. Perrieri* est du même ordre que celle indiquée par LINDEN et ROLFE dans leur diagnose de *E. Elisabethæ* : 40-60 cm de long. La position dressée de l'inflorescence ne peut non plus être tenue pour sûre, car si la plante a été attachée ainsi sur la feuille d'herbier, pour des raisons de commodité, cela ne veut pas dire qu'il en soit de même dans la nature. Les notes du collecteur ne donnent aucune indication de cet ordre. La différence de taille des fleurs n'est pas non plus significative. Sur le type de *E. Perrieri* nous avons relevé les mensurations suivantes : sépale médian de 18-19 mm de long sur 13-14 mm de large, sépales latéraux de 17-18 mm de long sur 15-16 mm de large, pétales de 17 mm de long sur 11-12 mm de large, labelle 12 mm de long; ce qui est du même ordre que celles indiquées par LINDEN et ROLFE pour *E. Elisabethæ* : « sépales de 20 mm de long sur 16 mm de large, pétales un peu plus étroits, labelle de 13 mm de long ». Nous avons noté une certaine variation de la forme des pétales qui sont oblongs à subrhomboïdaux ou subspathulés, par contre le



Pl. 4. — *Eulophiella Rœmpleriana* (Rehb. f.). Schltr : portion d'inflorescence, port de la plante.

labelle varie peu, le lobe terminal peut être un peu échancré au sommet ou seulement obtus, son ornementation est constante. Il y a donc un certain nombre de variations, mais elles restent d'importance mineure et nous ne pensons pas qu'il soit possible de séparer les deux espèces qui nous préoccupent. *E. Perrieri* pourrait, tout au plus, être une forme à fleurs un peu plus petites. Nous proposons donc la nouvelle synonymie.

***Eulophiella Elisabethæ* Linden et Rolfe**

Lindenia 7, t. 325 (1891).

— *Eulophiella Perrieri* SCHLTR., Orchis, 15, 2 : 28 (1920), *syn. nov.*

Il nous reste à examiner le cas d'*Eulophiella Saboureaui* Ursch et Genoud. Cette espèce n'est pas valablement publiée car les auteurs n'en donnent qu'une description française avec à l'appui un dessin de la fleur. Il était nécessaire de faire des recherches à son sujet pour établir s'il s'agissait ou non d'une espèce différente de celles jusqu'alors connues.

Nous n'avons pu retrouver d'échantillon type de cette espèce. Il est vraisemblable qu'aucun herbier n'a été fait et que la plante ayant servi à la description a disparu. Les auteurs disent qu'elle a été récoltée sur un *Pandanus*, en bord de mer, dans la région du cap Masoala. Ils notent que quand elle leur est parvenue « elle portait encore quelques fleurs assez fraîches »... « d'une teinte tirant sur le roux ». Ils rapprochent leur plante d'*E. Ræmpleriana*. Les dimensions données pour les pièces florales : sépale médian de 32 mm de long sur 20 mm de large, sépales latéraux de 33 mm de long sur 28 mm de large, pétales de 33 mm de long sur 19 mm de large, labelle de 28 mm de long, la longueur de l'inflorescence : 1,50 m, font, en effet, penser à *E. Ræmpleriana*. Le fait que la plante ait été récoltée sur un *Pandanus* vient aussi renforcer cette idée. La teinte roussâtre notée pour les fleurs pourrait provenir d'un début de fermentation dû au mauvais état de conservation. Le dessin de la fleur rappelle aussi *E. Ræmpleriana* bien que l'ornementation du labelle ne soit pas nette et ne semble pas bien correspondre à celle que l'on observe dans cette espèce. Mais là aussi le relatif état de fraîcheur de la plante peut en être la cause et n'a peut-être pas permis une bonne observation.

Ceci étant nous pensons que 2 hypothèses sont possibles : 1. — les auteurs ont eu à leur disposition un échantillon en mauvais état d'*E. Ræmpleriana*. 2. — il s'agissait d'un hybride naturel entre *E. Ræmpleriana* et *E. Elisabethæ*. Étant donné la description qui est donnée du labelle, c'est cette deuxième hypothèse qui nous paraît être la plus probable. Ce labelle a des caractères de l'un : dimension, forme générale, callus basal et de l'autre : longs poils dans la partie supérieure.

En horticulture, un hybride, *Eulophiella* × *Rolfei* du Pont a été obtenu artificiellement entre *E. Ræmpleriana* et *E. Elisabethæ*, et est cultivé dans quelques serres aux U.S.A. A Madagascar, les aires des 2 espèces viennent en contact dans la région de Maroantsetra et de la baie d'Antongil. L'échantillon étudié par E. URSCH et J. GENOUD pro-

venait aussi de cette zone. Si aucun type n'a été fait nous ne pourrions malheureusement pas vérifier cette hypothèse, et la plante de URSCH et GENOUD restera énigmatique.

A notre sens le genre *Eulophiella* Rolfe comprend donc deux espèces à Madagascar. Elles se distinguent comme suit :

1. Fleur de rouge violacé foncé à mauve clair, grande : 8-10 cm de diamètre, sépales de 3,5-4,5 cm de long; labelle de 3-4,5 cm de long, trilobé, orné à la base de 3 côtes médianes se terminant, au 1/3 du labelle, en 3 crêtes arrondies, la médiane moins haute que les latérales, prolongées vers l'avant par 3 nervures en relief s'épanouissant, avant le sommet, en 3 crêtes lamellaires tronquées 1. *E. Ræmpleriana*
2. Fleur blanc rosé, lavée de violacé à l'extérieur, plus petite : au plus de 4 cm de diamètre, sépales de 1,7-2,3 cm de long; labelle de 12-14 mm de long, trilobé, muni près de la base de 2 callus médian tabulaire, parfois fusionné en un callus semi-circulaire, puis, au 1/3 du labelle, de 2 mamelons médians arrondis, rapprochés, et portant à la base du lobe terminal des expansions verruqueuses ou allongées et piliformes plus ou moins denses 2. *E. Elisabethæ*

BIBLIOGRAPHIE

- HOCHREUTINER, B. P. G. — Sertum madagascariense ; étude de 2 collections de plantes récoltées à Madagascar par MM. J. GUILLOT et H. RUSILLON, Ann. Cons. Jard. Bot. Genève, 12^e année : 56 (1908).
- LINDLEY, J. — *Grammatophyllum Ellisii*, Bot. Mag., tab. 5179 (1860).
- PERRIER DE LA BATHIE, H. — Orchidées, in H. HUMBERT, Flore de Madagascar, 49^e famille, 2 vol. (1941).
- REICHENBACH F., H. G. — New garden plants, Gardn. chron. 14, nouvelle série 340 : 326-327 (1880).
- Comoren Orchideen Herrn Léon HUMBLLOT's, Flora **68** : 30-31 : 535-544 (1885).
- ROLFE, R. A. — *Eulophiella Elisabethæ*, Lindenia **7**, tab. 125 : 77-78 (1891).
- *Grammangis Ellisii*, Orch. Rev. **22**, 261 : 273-274 (1914).
- SCHLECHTER, R. — *Orchidaceæ Perrierianæ*, Fedde Repert. Beih. **33** : 268-270 (1925).
- SENGHAS, K. — *Grammangis Ellisii*, die Orchidee **13**, 1 : 20-24 (1962).
- URSCH E. et GENOUD, J. — Une nouvelle *Eulophiella* (Orchidée) de Madagascar, Nat. Malg. **5** : 2, 149-150 (1953).

UNE NOUVELLE PAPILIONACÉE SÉNÉGALAISE : *TEPHROSIA BERHAUTIANA* LESCOT

par Michèle LESCOT
Laboratoire de Phanérogamie
Muséum — PARIS

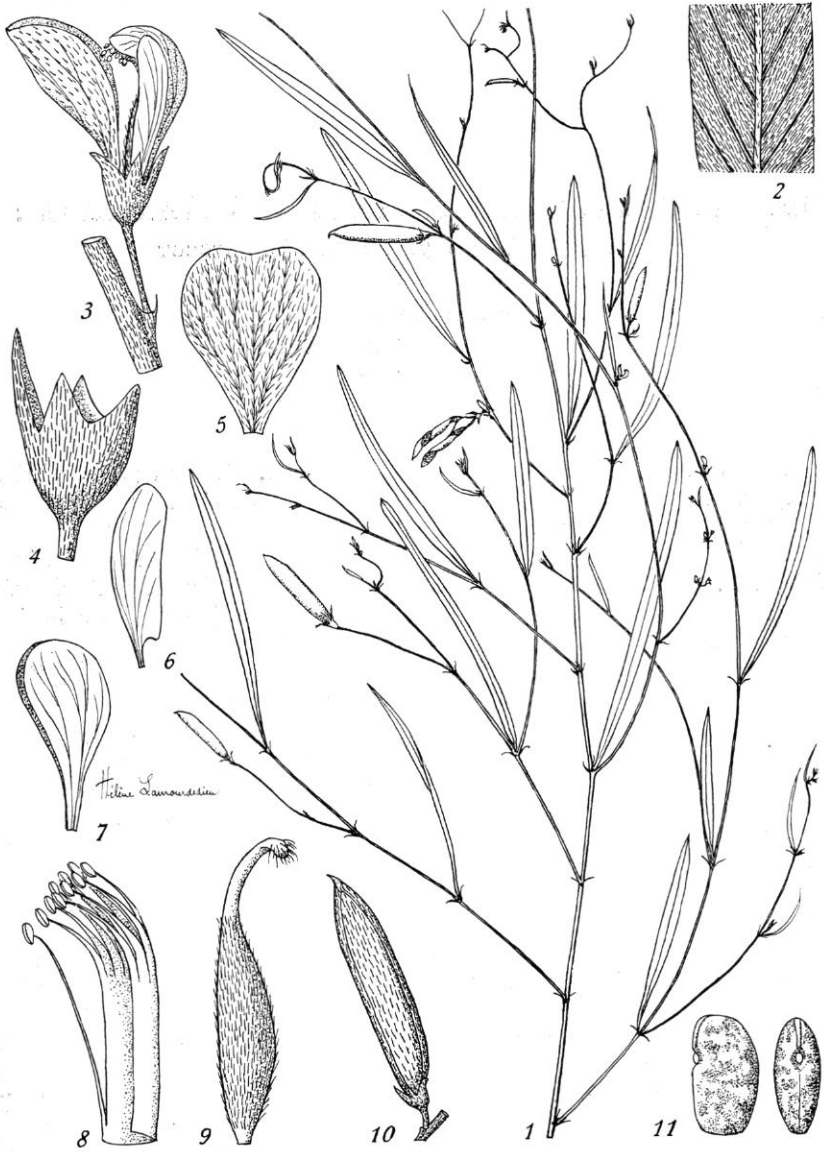
Dans la Flora of West Tropical Africa F. N. HEPPER (6) considère le *Tephrosia simplicifolia* Franchet signalé au Sénégal aux environs de Ouassadou par le R. P. BERHAUT (2) comme une identification douteuse. Bien que n'ayant pas pris connaissance des échantillons sénégalais F. N. HEPPER hésite donc à inclure, dans la clef du genre *Tephrosia* Pers., cette espèce originaire des Somalies et qui n'a jamais été collectée à l'ouest de ce territoire.

Le *Tephrosia simplicifolia* de Franchet (4) est du reste illégitime du fait de l'existence d'un homonyme antérieur *Tephrosia simplicifolia* F. v. Muell. ex Benth (1) d'Australie. Par ailleurs GILLET (5) dans le Kew Bulletin cite le *Tephrosia simplicifolia* Franchet comme synonyme du *Tephrosia Schweinfurthii* Desf. (3) d'Arabie.

Au cours de prospections dans la région d'Ouassadou J. G. ADAM ayant de nouveau récolté cette même plante, il nous a paru intéressant de revoir et d'étudier de plus près l'ensemble du matériel.

Les échantillons du R. P. BERHAUT et ceux de J. G. ADAM se sont révélés exactement semblables. Mais leur comparaison avec le type (Franchet 43), qui est aussi l'unique exemplaire de cette espèce dans les collections du Muséum de Paris, a montré qu'il s'agissait de plantes spécifiquement différentes. Par ses feuilles unifoliolées cette plante se situe en marge de la majorité des autres *Tephrosia* lesquels sont pluri-foliolés. Comme il s'est avéré impossible de l'identifier à aucune des espèces unifoliolées connues, nous avons été amenée à penser qu'il s'agit d'une espèce nouvelle que nous dénommerons *Tephrosia Berhautiana*, la dédiant au R. P. BERHAUT, Missionnaire du Saint Esprit, auteur de la Flore du Sénégal.

T. Schweinfurthii (= *T. simplicifolia* Franchet) et *T. Berhautiana* présentent un certain nombre de caractères végétatifs et floraux similaires tels que la dimension des feuilles, la densité et la forme des poils, la pubescence de l'étendard... Par contre nous avons pu relever des



Pl. 1. — **Tephrosia Berhautiana** Lescot (*Adam 15684*): 1, aspect général $\times 2/3$; 2, détail de la face inférieure feuille $\times 4$; 3, fleur $\times 8$; 4, calice $\times 10$; 5, étendard $\times 8$; 6, aile $\times 8$; 7, carène $\times 8$; 8, androcée $\times 10$; 9, pistil $\times 10$; 10, fruit $\times 2$; 11, graine face et profil $\times 6$.

traits distinctifs constants que nous citerons ci-dessous et auxquels nous estimons pouvoir attribuer une valeur spécifique sûre :

— chez *T. Schweinfurthii* : — Feuille : pubescente en-dessus, 6-7 paires de nervures latérales peu visibles, grisâtres, de même teinte que le limbe en-dessous; — Fleur : 9 mm de longueur; — Fruit : 40×4 mm.

— chez *T. Berhautiana* : — Feuille : glabre en-dessus, 10-15 paires de nervures latérales très proéminentes, brun foncé, de teinte très différente de celle du limbe en-dessous; — Fleur : 3 mm de longueur; — Fruit : 15×2 mm.

***Tephrosia Berhautiana* Lescot, sp. nov.**

— *Tephrosia simplicifolia* auct. : BERHAUT, Fl. Sén., ed. 2 : 327 (1967), non FRANCHET.

Herba annua, erecta, interdum suffruticosa, usque ad 1,25 m alta, ramis gracilibus vix angulatis, pilis albis adpressis sparsis.

Folia simplicia, virido-grisea supra, subter pallidiora nec non pubescentia albida adpressa prædita. Petiolus brevis, 1-1,5 mm, pilosus; lamina linearis vel longe lanceolata, 4-6 cm longa, 5 mm circiter lata, basi longe cuneiformi, apice acuto; nervus medius subtus prominens, nervis secundaris 10-15 ascendentibus sed vix impressis, nervis tertiariis non distinctis, stipulis aciculatis, pilosis, 1-2 mm longis.

Inflorescentiæ axillares et terminales, graciles, racemis pauciflores 10 cm circiter longis. Flores violacei, solitarii vel jugati, pedicellis ± 1 mm, pubescentibus, bracteis aciculatis, 1-2 mm, pubescentia albida. Calix virido-griseus, pubescens, tubo $\pm 1,3$ mm longo, lobis triangularibus inæqualibus, inferiore leviter longiore. Corolla pallide violaceæ, 3 mm circiter longa; vexillum obovato-suborbiculare apice rotundato leviter emarginato, $3,3 \times 2,3$ mm, pilis albis exterius ornato, intus glabro, alis leviter obliquis, tenuiter unguiculatis, 3 mm longis, glabris; carena incurvata, unguiculata, 3 mm, glabra. Stamina 10, filamentis 3,5 mm glabris, vexillari omnino soluto, novem aliis ad $2/3$ coalescentibus, antheris æqualibus 0,15 mm circiter longis; ovarium sessile, dense villosa ± 3 mm alto; stylus leviter depressus, multum incurvatus, 1 mm longo, stigmato penicillato.

Legumen maturum intus non loculatum, exterius colore intense brunneo, circiter 15×2 mm, utroque apice cuneiformi, suturis crassis pubescentibus; semina elliptico-oblonga, griseo-flava, nitida, guttata vel marmorata maculis nigris, hilo microcarunculato haud in medio semine posito.

TYPE : *J. G. Adam 15684*, Niokolo-Koba, Ouassadou, Sénégal, savanes boisées sur sols à gravillons ferrugineux, alt. 110 m, lat. $13^{\circ}10'N$, longit. $12^{\circ}50'W$, fl. et fr. mûrs, oct. (Holo-, P!).

PARATYPES : *R. P. Berhaut 1223*, Ouassadou, Sénégal, fl., fr., oct. (P!); *2491*, Ouassadou, Sénégal, sept. (P!).

Herbe annuelle ou sous-arbrisseau dressé atteignant 1,25 m de

hauteur, ramifié, à rameaux grêles, légèrement anguleux, parsemés de poils blancs appliqués.

Feuilles simples, gris verdâtre et glabres en dessus. Pétiole très court, de 1-1,5 mm velu. Limbe linéaire à longuement lancéolé, long de 4-6 cm, large d'environ 5 mm, longuement cunéiforme à la base, aigu au sommet, à bords entiers. Nervure médiane proéminente à la face inférieure; nervures secondaires 10-15 paires, très ascendantes, à peine marquées; nervures tertiaires indistinctes. Stipules aciculées, de 1-2 mm, velues.

Inflorescences axillaires et terminales, grêles, en grappes pauciflores, longues d'environ 10 cm. Fleurs mauves, solitaires ou par paires, à pédicelles de ± 1 mm, pubescents; bractées aciculées, de 1-2 mm à pubescence blanchâtre. Calice vert grisâtre, pubescent, à tube long de $\pm 1,3$ mm, à lobes triangulaires aigus, inégaux, l'inférieur légèrement plus long. Corolle mauve pâle, d'environ 3 mm; étendard suborbiculaire-obovale, à sommet arrondi et légèrement émarginé, de $3,3 \times 2,3$ mm, parsemé de poils blancs sur le dos, glabre en dedans; ailes un peu obliques, finement et longuement onguiculées, de ± 3 mm de longueur, glabres; carène incurvée, onguiculée, de ± 3 mm de longueur, glabre. Étamines 10, à filets longs de 3,5 mm, glabres; la vexillaire complètement libre, les 9 autres soudées sur les $2/3$ de leur longueur; anthères toutes semblables d'environ 0,15 mm. Ovaire sessile, densément vilieux, de ± 3 mm de hauteur; style légèrement aplati, très incurvé, long de 1 mm, stigmaté pénicillé.

Fruit : gousse brun foncé à maturité, plate, cunéiforme aux 2 extrémités, à bords épaissis, pubescente, d'environ 15×2 mm, non articulée et continue à l'intérieur. Graines 2-5, beiges, piquetées ou marbrées de noir, lisses-brillantes, elliptiques-oblongues, de $2,2 \times 1,5$ -2 mm et de 1 mm d'épaisseur, à hile excentrique, microcaronculées.

ÉCOLOGIE : cette espèce semble surtout être localisée dans des sols contenant une forte proportion de gravillons ferrugineux sans toutefois être compacts au point de former des carapaces.

Il tombe dans cette région environ 1 100 m de pluies réparties surtout de juin à octobre.

Les formations végétales sont généralement très ouvertes : savanes arborées ou arbustives pauvres à *Burkea africana* Hook., *Erythrophleum africanum* (Welw. ex Benth.) Harms, *Hymenocardia acida* Tul., ... à nombreux *Lepidagathys* suffrutescents : *L. anobrya* Nees, *L. Heudelotiana* Nees, *L. collina* (Endl.) Milne-Redh. *Tephrosia Berhautiana* se rencontre également, mais plus rarement, dans des savanes à base d'*Hyparrhenia* Anders., de *Schizachyrium* Nees, dans des sols beiges bien drainés avec très peu de gravillons.

BIBLIOGRAPHIE

1. BENTHAM G. — Fl. Austr. 2 : 206 (1864).
2. BERHAUT J. — Flore du Sénégal, ed. 2 : 327 (1967).
3. DEFLERS M. A. — Bull. Soc. Bot. Fr. 42 : 302 (1895).

4. FRANCHET M. A. — *Sertulum Somalense* in Revoil G., Faune et Flore des Pays
Çomalis : 28 (1882).
5. GILLET J. B. — Notes on *Tephrosia* in Tropical Africa, Kew Bull. **13** (1) : 115
(1958).
6. HEPPER F. N. — *Papilionaceæ* in Flora of West Tropical Africa, ed. 2, **1**, 2 : 531
(1958).

4. FRANCHET M. A. — *Sertium Somalense* in Revue G. Fournet et Flore des Pays
Congois : 28 (1882).
5. GILBERT J. B. — Notes on Tephrosia in Tropical Africa, Kew Bull. 13 (1) : 115
(1958).
6. HEPPER F. N. — *Leguminosae in Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 1, 2 : 531
(1958).

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 8 JUILLET 1969
SUR LES PRESSES DE L'IMPRIMERIE **FD**
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61-ALENÇON

